

UNTERSUCHUNGEN ZUR PHYSIOLOGIE
DER SEHSCHÄRFE

HEINZ WÄSSLE

1972



8 München 23
Clemensstraße 27
Telefon 342149

UNTERSUCHUNGEN ZUR PHYSIOLOGIE
DER SEHSCHÄRFE

INAUGURALDISSERTATION
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Fakultät für Physik
der
Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt
von
Heinz Wäble
aus
Salzburg
November 1971



1. Berichterstatter:	Prof. Dr. Dr. H. Schober
2. Berichterstatter:	Prof. Dr. R. Röhler
Tag der mündlichen Prüfung:	10.2.1972

Die vorliegende Arbeit wurde in der Zeit von Mai 1969 bis August 1971 in der Abteilung für experimentelle Neurophysiologie am Max-Planck-Institut für Psychiatrie durchgeführt.

Herrn Prof. Dr. O. Creutzfeldt danke ich herzlich für seine Hilfe und großzügige Unterstützung, durch die diese Arbeit ermöglicht wurde.

Herrn Prof. Dr. Dr. H. Schober und Herrn Prof. Dr. R. Röhler danke ich sehr für Förderung und Kritik.

Den Kollegen am Max-Planck-Institut für Psychiatrie, besonders Herrn Dr. W. Singer, danke ich für die vielen Ratschläge, mit denen sie mir die Einarbeitung in die experimentelle Neurophysiologie erleichterten.

In Dankbarkeit meinen lieben Eltern gewidmet

" Die großen Erfolge, welche die physikalische Forschung in den verfloßenen Jahrhunderten nicht nur auf eigenem Gebiet, sondern auch durch Hilfeleistung in dem Bereiche anderer Wissenschaften errungen hat, bringen es mit sich, daß physikalische Anschauungen und Methoden überall in den Vordergrund treten, und daß an die Anwendung derselben höchste Erwartungen geknüpft werden. Dem entsprechend hat auch die Physiologie der Sinne, die von Männern wie Goethe, Schopenhauer u. A., mit größtem Erfolge aber von Johannes Müller eingeschlagenen Bahnen allmählig verlassend, fast ausschließlich einen physikalischen Charakter angenommen. Diese Wendung muß uns als eine nicht ganz zweckentsprechende erscheinen, wenn wir bedenken, daß die Physik trotz ihrer bedeutenden Entwicklung doch nur ein Theil eines größeren Gesamtwissens ist, und mit ihren für einseitige Zwecke geschaffenen einseitigen intellectuellen Mitteln diesen Stoff nicht zu erschöpfen vermag. Ohne auf die Unterstützung der Physik zu verzichten, kann die Physiologie der Sinne nicht nur ihre eigenthümliche Entwicklung fortsetzen, sondern auch der Physik selbst noch kräftige Hilfe leisten. ..."

ERNST MACH, 1885

"Antimethaphysische Vorbemerkungen" aus
Beiträge zur Analyse der Empfindungen

I N H A L T S V E R Z E I C H N I S

<u>EINLEITENDE ÜBERSICHT</u>	Seite	1
<u>TEIL I : Die Abbildungseigenschaften und das optische Auflösungsvermögen des Katzenauges.</u>		
EINLEITUNG		3
EXPERIMENT		5
I.1 Die Präparation der Katzen		5
I.2 Die Apparatur		6
I.3 Das Meßprogramm		7
ERGEBNISSE		12
I.4 Gitterbilder auf dem Augenhintergrund		12
I.5 Die Modulationsübertragungsfunktion des Katzenauges		13
I.6 Das Netzhautbild von Scheiben		14
I.7 Das Netzhautbild einer Kante und eines schwarzen Streifens		16
I.8 Das Netzhautbild des idealen Punktes		18
I.9 Das Netzhautbild des idealen Spaltes und zweier paralleler Spalte		18
<u>TEIL II : Das Auflösungsvermögen der Netzhaut</u>		
VORAUSSETZUNGEN		22
II.1 Der funktionelle Aufbau der Netzhaut		22
II.2 Anatomische Grundlagen		23
II.3 Mathematische Grundlagen für die Simulation eines vereinfachten und schematischen retinalen Netzwerkes		26
ERGEBNISSE		29
II.4 Die Area Centralis		29
II.5 Die Abhängigkeit der Sehschärfe vom Durchmesser des rezeptiven Feldzentrums		33
II.6 Die Abhängigkeit der Sehschärfe von der Hemmung		37
II.7 Der Einfluß der rezeptiven Feldperipherie auf das Auflösungsvermögen		39

<u>TEIL III : Das Auflösungsvermögen einzelner Neurone im</u>	
<u>Corpus Geniculatum Laterale der Katze.</u>	
<u>EINLEITUNG</u>	40
III.1 Der Aufbau und die Eigenschaften einer Nervenzelle	40
III.2 Die Funktion des CGL der Katze	41
<u>MESSUNGEN</u>	
III.3 Die Registrierung und Auswertung der Zellreaktion	42
III.4 Die Lichtreizung	43
III.5 Die Messung des Auflösungsvermögens	44
<u>ERGEBNISSE</u>	
III.6 Das rezeptive Feld einer CGL-Zelle	45
III.7 Das Auflösungsvermögen einer CGL-Zelle	45
III.8 Die Abhängigkeit des Auflösungsvermögens der CGL-Zellen vom Durchmesser ihres rezeptiven Feldzentrums	48
<u>ZUSAMMENFASSUNG</u>	53
<u>LITERATURVERZEICHNIS</u>	54
<u>LEBENS LAUF</u>	58

BINLEITENDE ÜBERSICHT

Der Begriff " SEHSCHÄRFE " beschreibt das Auflösungsvermögen des visuellen Systems für zwei örtlich getrennte Lichtreize. Je kleiner der Abstand ist, bei dem zwei Lichtreize noch als getrennt gesehen werden, umso besser ist die Sehschärfe. Leider wird der Begriff Sehschärfe in der Literatur für gänzlich verschiedene Arten des Auflösungsvermögens verwandt, sodaß man immer angeben muß, welche Sehaufgabe vorliegt. Diese Arbeit behandelt nur das Auflösungsvermögen für zwei parallele helle Linien auf dunklem Hintergrund, es wird das " MINIMUM SEPARABILE " untersucht. Andere Arten der Sehschärfe (z.B. die Noniussehschärfe, die stereoskopische Sehschärfe, die Buchstaben- und Zeichenerkennbarkeit, die Sichtbarkeitschwelle von Einzellinien u.s.w.) werden nicht diskutiert, denn sie haben andere physiologische Ursachen.

Das Problem des "Minimum Separabile" wurde bereits in vielen früheren Arbeiten behandelt, als zusammenfassende neuere Artikel über dieses Gebiet sei auf folgende Literaturstellen hingewiesen: SCHÖBER (1964), WESTHEIMER (1965), RIGGS (1965). Fortschritte in drei die Sehschärfe unmittelbar betreffenden Forschungsrichtungen sind der Anlaß dafür, daß die alte Fragestellung noch einmal aufgegriffen wurde. Fortschritte wurden erzielt in folgenden drei Punkten:

- 1.) Die optischen Abbildungseigenschaften des Auges konnten durch die Einführung informationstheoretischer Methoden (Modulations- Übertragungs- Theorie) genau erforscht und beschrieben werden. Das Bild auf der Netzhaut (z.B. für Spalte) kann gemessen werden: FLAMANT (1955); DE MOTT (1959); RÖHLER (1959); ARNULF & DUPUY (1960); KRAUSKOPF (1962, 1964); RÖHLER (1962); WESTHEIMER & CAMPBELL (1962); CAMPBELL & GREEN (1965). Eine Zusammenfassung der Arbeiten über dieses Gebiet findet man bei DUPUY (1968).
- 2.) Genaue Elektronen- und Lichtmikroskopische Untersuchungen über die anatomische Struktur der Retina verhalfen zu genauen Vorstellungen über die retinalen Verschaltungsmechanismen: DOWLING & BOYCOTT (1966); BOYCOTT & DOWLING (1969); DOWLING & WERBLIN (1969).

3.) Die Fortschritte in der Neurophysiologie des visuellen Systems, speziell die Mikroelektrodenableitungen aus einzelnen Zellen, brachten die Möglichkeit, die funktionellen Zusammenhänge in der Retina zu erforschen: KUFFLER (1953); RODIECK (1965); ENROTH-CUGELL (1966); CREUTZFELDT et al. (1970).

Die Methoden und Ergebnisse dieser drei Forschungsrichtungen werden in der vorliegenden Arbeit auf die Probleme der Sehschärfe angewandt. Die Untersuchungen wurden am visuellen System der Katze durchgeführt, es wurde jedoch immer das menschliche Auge in die Betrachtungen miteinbezogen.

1.) Die Optik:

Es wurde die Modulationsübertragungsfunktion (MTF) des Katzenauges gemessen. Mit Hilfe dieser MTF konnte die Lichtverteilung im Netzhautbild von zwei parallelen Spalten berechnet werden. Daraus ergab sich das rein optische Auflösungsvermögen.

2.) Die Anatomie:

Nachdem die Anatomie genaue retinale Verschaltungsmechanismen aufgezeigt hat, wurden diese Verschaltungen auf einer elektronischen Rechenanlage simuliert. Es wurde untersucht, welche örtlichen Übertragungseigenschaften dieses retinale Netzwerk besitzt, speziell wurde das Auflösungsvermögen für Doppelspalte ermittelt.

3.) Die Neurophysiologie:

Durch Ableiten einzelner Ganglienzellen aus dem Corpus Geniculatum Laterale (CGL) mit Mikroelektroden wurde untersucht, ob das Auflösungsvermögen, das sich aufgrund der Anatomie und der Computersimulation ergab, auch mit den Übertragungseigenschaften der Ganglienzellen übereinstimmt.

TEIL I

DIE ABBILDUNGSEIGENSCHAFTEN DES KATZENAugES

EINLEITUNG

Durch die Beugung der Lichtstrahlen an der Pupille wird dem Auflösungsvermögen des Auges eine Grenze gesetzt. Nach LORD RAYLEIGH können zwei benachbarte Punkte noch als getrennt wahrgenommen werden, wenn in ihren Beugungsfiguren auf der Netzhaut das Maximum der Lichtverteilung des einen Punktes mit dem ersten Minimum in der Lichtverteilung des anderen Punktes zusammenfällt. Damit gilt für den kleinsten Sehwinkel, der noch aufgelöst wird:

$$\sin \alpha = 1,22 \cdot \frac{\lambda}{d \cdot n}$$

λ = Wellenlänge des Lichtes
 d = Pupillendurchmesser
 n = Brechungsindex des
Glaskörpers

Beispielsweise kann bei einer Lichtwellenlänge $\lambda = 555 \text{ m}\mu$ und bei einem Pupillendurchmesser $d = 1,7 \text{ mm}$ ein Sehwinkel von einer Minute noch aufgelöst werden. Zieht man nur die Beugung in Betracht, so ist das Auflösungsvermögen umso besser, je größer die Pupille ist. Doch gerade bei großer Pupillenöffnung spielen die schlechten Abbildungseigenschaften des dioptrischen Apparates des Auges eine entscheidende Rolle. Geometrisch - optische Abbildungsfehler, in erster Linie die Abhängigkeit der Brechkraft des Auges von der Lichtwellenlänge und eine über die Pupillenfläche nicht einheitliche Brechkraftverteilung beeinflussen die Abbildungsgüte des Auges. Daneben verschlechtert Streulicht in den Augenmedien das Bild auf der Netzhaut.

Eine Möglichkeit die Abbildungseigenschaften des Auges und vor allem das Auflösungsvermögen zu bestimmen, liefert die optische Übertragungstheorie (DUFFIEUX, 1946). Eine ausführliche Darstellung dieser Theorie findet man bei RÖHLER, (1965). Die Grundlage der optischen Übertragung ist die Modulationsübertragungsfunktion (M T F), sie wird experimentell ermittelt. Ein Prinzip der Bestimmung der MTF besteht darin, daß ein Gitter mit sinusförmiger Leuchtdichtevertelung durch die zu messende Optik abgebildet wird, und daß die Leuchtdichtevertelung in der Bildebene

gemessen wird. In einem beschränkten Bereich der Bildebene ist dann die Leuchtdichtevertellung wieder sinusförmig, lediglich der photometrische Kontrast der Gitterstreifen im Bild hat sich gegenüber demjenigen im Objekt durch die Abbildung verringert. Das Verhältnis von Bildkontrast zu Objektkontrast ist von der Periodenlänge (ein heller und ein dunkler Streifen) des Gitters abhängig, dieser funktionale Zusammenhang wird durch die Modulationsübertragungsfunktion beschrieben. In einer graphischen Darstellung dieser Funktion wählt man als Abszisse den Reziprokwert der Periodenlänge, nämlich die "Ortsfrequenz", während man als Ordinate das zugehörige Kontrastverhältnis aufträgt.

Da beim lebenden Auge die Netzhaut als Bildebene nicht zugänglich ist, muß man zur Messung der MTF das von der Netzhaut reflektierte Licht analysieren. Diese Methode wurde zuerst von FLAMANT (1955) beim menschlichen Auge angewandt. RÖHLER (1962) zeigte bei seinen Messungen der MTF von enukleierten Rinderaugen, daß die Methode der Analyse des reflektierten Lichtes Ergebnisse liefert, die gut mit denen übereinstimmen, die er bei direkter Analyse des Netzhautbildes am Augenhintergrund erhielt. Im Prinzip geht die Messung der MTF des Auges im reflektierten Licht folgendermaßen vor sich: Ein Gitter wird durch die Optik des Auges auf die Netzhaut abgebildet. Das an der Netzhaut reflektierte Licht wird in umgekehrter Durchtrittsrichtung durch die Augenoptik wieder nach Außen abgebildet, wo dann der Gitterkontrast gemessen werden kann. Auf diese Weise erhält man dann die MTF für die zweifache Abbildung durch das Auge. Da bei Hintereinanderschaltung mehrerer Abbildungen die Gesamt-MTF gleich dem Produkt der einzelnen Übertragungsfunktionen ist, muß man bei der MTF für die zweifache Abbildung durch das Auge nur die Quadratwurzel ziehen, um die MTF für die einfache Abbildung zu erhalten. Es ist sehr schwierig, Gitter mit sinusförmigem Leuchtdichteprofil zu erzeugen. Deshalb wurden in der vorliegenden Arbeit Gitter bestehend aus gleichbreiten schwarzen und weißen Streifen benutzt. Wegen ihres rechteckigen Leuchtdichteprofiles werden diese Streifengitter "Rechteckgitter" genannt. Die Rechteckgitter lassen sich nach der

Theorie der Fourier- Reihen als Überlagerung von Sinusgittern verschiedener Ortsfrequenz darstellen. Bei der Abbildung eines solchen Rechteckgitters wird dann nicht nur die eigentliche Ortsfrequenz des Rechteckgitters (Grundfrequenz) übertragen, sondern es werden alle Frequenzen, die in der Fourier- Reihe des Gitters auftreten, mitübertragen (Oberwellen). Man kann jedoch über die Entwicklung in Fourier- Reihen aus den Übertragungseigenschaften für Rechteckgitter die Übertragungseigenschaften für Sinusgitter, also die MTF, zurückrechnen. (COLTMAN, 1954)

Mit Hilfe der MTF des Auges kann man für einfache optische Reizmuster die zugehörigen Lichtverteilungen auf der Netzhaut berechnen, allerdings nur für die Abbildungsbedingungen, unter denen die MTF gemessen wurde (Pupillendurchmesser, Akkommodationslage, Sehwinkel u.s.w.)

EXPERIMENT

I.1.) Präparation der Katzen:

Die Versuche wurden an 20 erwachsenen Katzen durchgeführt, deren Gewicht 2-3,5 kg betrug. Die Anästhesie wurde mit einer Injektion von 30mg/kg Natriumpentobarbiturat (Nembutal[®]) begonnen und während des Versuchs durch eine leichte intravenöse Dauerinfusion aufrecht erhalten. Dadurch waren die Tiere vollständig narkotisiert. Daneben wurde ihnen eine intravenöse Dauerinfusion von Gallamin- Triethiodid (Curare, Flaxedil[®]) gegeben, wodurch das motorische System der Tiere lahmgelegt wurde. Deshalb mußten die Tiere über eine Trachealkanüle künstlich beatmet werden. Der Schädel der Katzen war mit Hilfe von Ohrenstiften und einer Jochbein-Gaumenklammer unbeweglich in einem Kopfhalter fixiert. Die Augen wurden mit größtmöglicher Sorgfalt behandelt. Gleich zu Anfang der Präparation wurden sie mit 1,5% NaCl- Lösung gespült und mit einer Kontaktlinse bedeckt, um das Austrocknen der Cornea zu verhindern. Am Ende der Präparation wurden an dem Auge, an dem die Messungen erfolgen sollten, die Nickhäute durch Phenylephrin- Hydrochlorid (Neosynephrin[®]) kontrahiert und die Pupille durch Atropin- Sulfat dilatiert.

Die Pupille hatte dann einen Durchmesser von 12 ± 14 mm, sie war kreisrund. --- Katzen sind nachtaktive Tiere, ihre Pupille ist während der Dämmerung und bei Dunkelheit kreisrund. Die Schlitzpupille bei Tageslicht ist ein reiner Schutzmechanismus für die stark lichtempfindlichen Rezeptoren der Netzhaut, sie hat nichts mit den Abbildungseigenschaften des Auges zu tun. Die Cornea und die Augenlinse sind nämlich rotationssymmetrisch aufgebaut, wie VAKKUR et al. (1963) bei ihren Untersuchungen über die Anatomie des Katzenauges zeigen konnten. --- Durch die gleichzeitige Verabreichung von Atropin, Curare und Barbiturat wurden sowohl Augenbewegungen, als auch Akkommodationsschwankungen und Änderungen der Pupille vollständig blockiert. (RODIECK et al. 1967). Nach dieser totalen Lähmung der Augenregelmechanismen, wurde eine neue Kontaktlinse von Null Dioptrien Brechkraft közentrisch auf die Cornea gesetzt. Diese Kontaktlinse hatte einen inneren Krümmungsradius von 8.57 mm, ihr äußerer Umfang betrug 40 mm, sie bedeckte die ganze Cornea. Der äußere Teil der Kontaktlinse war geschwärzt, nur in der Mitte, mit einer Öffnung von 3 mm Durchmesser war der Lichteintritt ins Auge möglich. Diese Öffnung wirkte wie eine "künstliche Pupille", sie lag konzentrisch innerhalb der natürlichen weit dilatierten Augenpupille. Anschließend wurde mit einem Augenrefraktometer (RODENSTOCK, München) die Refraktion gemessen. Wich der Wert von Null Dioptrien ab, so wurde durch Einsetzen von neuen Kontaktlinsen ($+3 \rightarrow -3$ Dioptrien, Abmessungen wie oben beschrieben) die Brechkraft des Auges so lange korrigiert, bis die Refraktometerablesung den Wert $0 \pm 0,25$ Dioptrien ergab.

I.2.) Die Apparatur:

Eine schematische Darstellung der Apparatur zur Messung der MTF des Katzenauges ist in Abb.1 gezeichnet. Ein Rechteckgitter, bestehend aus transparenten (weißen) und lichtundurchlässigen (schwarzen) Streifen, war im Brennpunkt einer Okularlinse angebracht, und ließ sich durch einen Mikrovortrieb in Richtung der optischen Achse verschieben. Eine Glühlampe (6V, 50W) mit Kollimatorsystem beleuchtete das Gitter von der einen Seite (in Abb.1 von rechts). Das Licht, das vom

Gitter ausging, wurde durch die Okularlinse (ZEISS -Ultron, 1:1,8, $f=50$ mm) gesammelt und fiel als paralleles Strahlenbündel ins Auge. Ein scharfes Bild des Gitters entstand auf der Netzhaut. Das von der Netzhaut reflektierte Licht wurde durch einen Strahlteiler abgelenkt und auf den Film bzw. die Mattscheibe einer Spiegelreflexkamera fokussiert. (Kamera: HASSELBLAD, Objektiv: ZEISS-Sonnar, 1:4, $f=150$ mm)

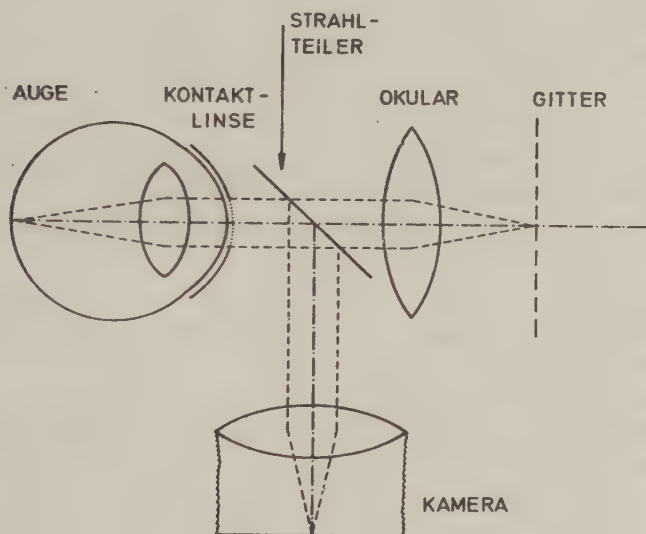


Abb. 1. Schematische Darstellung der Apparatur zur Messung der MTF des Katzenauges.

1.3.) Meßprogramm:

Die Apparatur wurde ohne Kamera nahe ans Auge der Katze gebracht (Abstand Okular- Cornea: 5-6 cm) und die optische Achse wurde auf folgende Weise auf die Sehachse des Auges einjustiert: Anstelle eines Gitters wurde eine Irisblende auf die Netzhaut abgebildet. Über den Strahlteiler konnte man das Bild der Irisblende auf der Retina des Katzenauges

sehen. Am Verlauf der Blutgefäße des Augenhintergrundes ließ sich die Area Centralis, der Schnittpunkt der Sehachse mit der Retina, genau erkennen. Die Area Centralis entspricht in ihrer Funktion der Fovea des menschlichen Auges, sie ist die Stelle schärfsten Sehens und hat $2-3^{\circ}$ Ausdehnung. Die optische Achse der Apparatur wurde nun so einjustiert, daß das Bild der Irisblende genau konzentrisch auf die Area Centralis zu liegen kam. Damit hatten, wegen des parallelen Strahlenganges, die Sehachse des Auges und die optische Achse der Apparatur die gleiche Richtung.

Anschließend wurde das feinste Rechteckgitter in den Brennpunkt des Okulars gebracht und auf die Retina abgebildet. Mit dem Mikrovortrieb wurde das Gitter längs der optischen Achse verschoben bis ein Gitterbild von optimaler Schärfe über den Strahlteiler auf dem Augenhintergrund zu sehen war. Nun wurde die Kamera in den Strahlengang gebracht und auf das Retinabild fokussiert. --- Diese doppelte subjektive Scharfstellung, einmal des Retinabildes und einmal des Kamerabildes wurde auf folgende Weise in einem Extraversuch nachgeprüft: Ein Gitter wurde in verschiedenen Entfernungen von der Okularlinse auf die Retina abgebildet und jedesmal wurde das Retinabild photographiert. Das Retinabild war dabei im Bereich von +5 bis -5 Dioptrien defokussiert. Für jede Gitterstellung wurde der Kontrast auf dem entwickelten Film gemessen. Es stellte sich dabei heraus, daß die Gitterentfernung mit dem besten Bildkontrast genau der subjektiven Scharfeinstellung entsprach. Analog wurde die Kamerafokussierung überprüft. --- Nach der Fokussierung wurden die Retinabilder von sechs Gittern verschiedener Ortsfrequenz (54 bis 2,5 Linien/cm) auf einem panchromatischen Schwarz-Weiß- Film (ILFORD FP4, 22 DIN) mit einer Belichtungszeit von 3 bis 10 Sekunden aufgenommen. Zwei bis drei Filme wurden von jeder Katze gemacht, um den Meßfehler möglichst gering zu halten. Diese Filme wurden unter stets gleichen Bedingungen entwickelt. Zusätzliche Versuche wurden unternommen, um die Schwärzungskurve der Filme zu bestimmen. Die Schwärzungskurve wurde bei vielen Versuchen überprüft.

An einem Densitometer (Spektrenauswertegerät, FUES, Berlin) wurden die Filme ausgewertet. Die Gitterstreifen auf den Photographien wurden parallel zum Meßspalt des Densitometers ausgerichtet, dessen Dicke $1/10$ der kleinsten Streifenbreite betrug. Das Schwärzungsprofil jedes Gitterbildes wurde senkrecht zur Streifenrichtung über das ganze Photo hinweg aufgenommen, sodaß man im Mittel 20 Gitterperioden ausmaß. Da sowohl die dunklen als auch die hellen Gitterstreifen auf dem Film eine Schwärzung aufwiesen, kam man nicht in Konflikt mit der Schwärzungsschwelle (Empfindlichkeitsschwelle) des Films. Aus dem Schwärzungsprofil der Gitterstreifen konnte dann über die Schwärzungskurven des Films unmittelbar auf die Lichtintensität umgerechnet werden. Aus dem Lichtprofil erhielt man dann schließlich den Kontrast der Gitterbilder.

Der Lichtreflex an der Cornea des Katzenauges war gegenüber dem Licht, das am Augenhintergrund der Katze reflektiert wurde, so schwach, daß er keinen Schwärzungsschleier auf dem Film erzeugen konnte. Die Katze hat nämlich die obere Hälfte des Augenhintergrundes "verspiegelt" ("TAPETUM LUCIDUM").

Bei der Messung wurden die Gitter nicht nur durch das Katzenauge abgebildet, sondern auch durch die Okularlinse und durch das Kameraobjektiv. Darüber hinaus hat auch der Meßspalt des Densitometers, dadurch, daß er über eine gewisse Fläche integriert, kontrastvermindernde Eigenschaften. Die MTF dieser drei Glieder wurde in einem Extraversuch gemessen, sie fällt nicht ins Gewicht.



Abb.2a. Gitterbild auf dem Augenhintergrund der Katze.
Die Periodenlänge auf der Netzhaut ist $185\text{ }\mu\text{m}$.

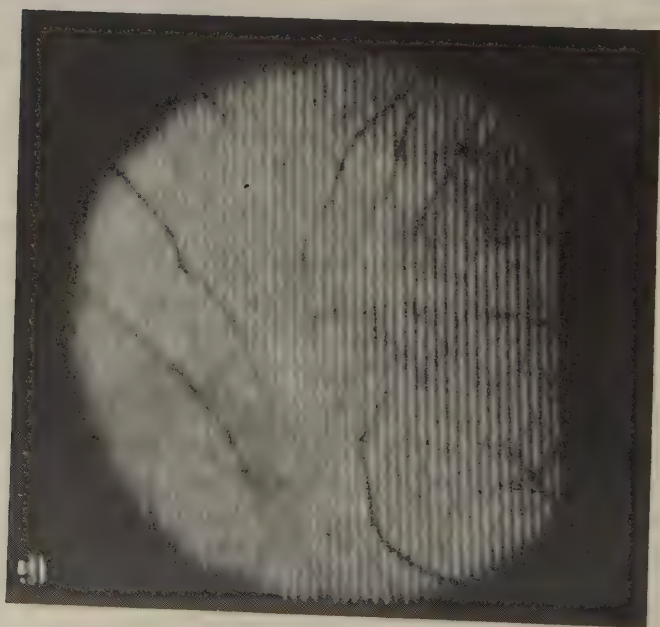


Abb.2b Gitterbild auf dem Augenhintergrund der Katze.
Die Periodenlänge auf der Netzhaut ist $62\text{ }\mu\text{m}$.

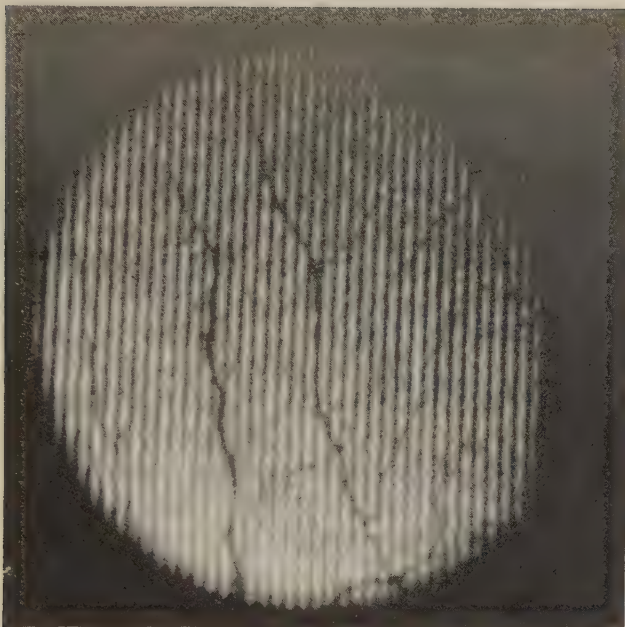


Abb.3a. Gitterbild auf dem Augenhintergrund der Katze
(diffus und polarisiert reflektiertes Licht)

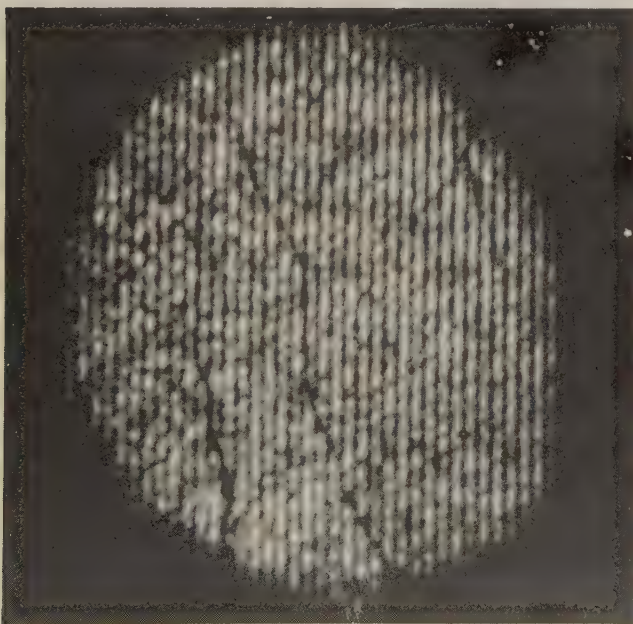


Abb.3b. Gitterbild auf dem Augenhintergrund der Katze
(diffus reflektiertes Licht).

I.4.) Gitterbilder auf dem Augenhintergrund:

In Abb. 2 sind Aufnahmen vom Augenhintergrund der Katze mit abgebildeten Rechteckgittern zu sehen. An der Konvergenz der Blutgefäße kann man erkennen, daß in der Mitte des Bildes die Area Centralis liegt. Bei Abb.2a handelt es sich um ein Gitter der Periodenlänge 48'. Eine Periode entspricht 185 μm auf der Retina, der Augenhintergrund ist ungefähr 80 fach vergrößert. Bei Abb.2b ist die Periodenlänge des Gitters 16', was 62 μm auf der Retina entspricht. Während das Gitter in Abb.2a noch gut als Rechteckgitter erscheint, könnte es sich bei dem Gitter in Abb.2b auch um ein Sinusgitter handeln, hier ist das Retinabild schon etwas verwaschen, der Kontrast ist vermindert.

In Abb.3a,b sind zwei Photos des gleichen Gitters wie in Abb.2b zu sehen, sie weisen jedoch folgenden Unterschied auf: In Abb.3a war das Licht, das ins Auge fiel, linear polarisiert. Dies wurde erreicht durch Einbringen eines Polarisationsfilters zwischen Okular und Auge. Ein Teil des Lichtes wurde an der Netzhaut reflektiert unter Beibehaltung der Polarisationssebene, ein Teil wurde diffus reflektiert, beide Komponenten zusammen wurden in Abb.3a photographiert. Bringt man zwischen Kameraobjektiv und Strahlteiler einen zweiten Polarisationsfilter, in gekreuzter Stellung zum ersten, so kann nur Licht des diffus reflektierten Anteils in die Kamera gelangen. Das Retinabild im diffus reflektierten Licht zeigt Abb.3b. Die unterschiedliche Struktur des Augenhintergrundes in Abb.3a und in Abb.3b läßt vermuten, daß der diffus reflektierte und der polarisiert reflektierte Teil des Retinabildes aus verschiedenen Schichten der Retina kommen. (WEALE,1966; CAMPBELL,1966; RÖHLER et al.,1969)

Diese Vermutung wird noch gestützt durch die Tatsache, daß der Kontrast des Gitterbildes in Abb.3a besser ist als der Kontrast in Abb.3b. Das Gitterbild war also auf eine Ebene fokussiert, aus der das Licht unter Beibehaltung der Polarisationsrichtung reflektiert wurde. Es könnte sein, daß es sich dabei um die Rezeptorschicht handelt.

I.5.) Die Modulationsübertragungsfunktion des Katzenauges.

In Abb.4 ist die MTF von drei verschiedenen Katzenaugen dargestellt. Auf der Abszisse ist in logarithmischem Maßstab die Ortsfrequenz aufgetragen, Ordinate ist das Kontrastverhältnis. Der Wert des Kontrastverhältnisses für die kleinste Ortsfrequenz wurde auf Eins normiert. Auf der Abszisse sind auch noch die Periodenlängen der sechs Meßgitter eingezeichnet. Je feiner das Gitter, umso geringer ist der Kontrast im Retinabild, bei einer Ortsfrequenz von 0,1 bis 0,3 Perioden/ Minute ist der Kontrast auf Null abgefallen. Somit kann das Katzenauge Gitter mit einer Periodenlänge kleiner als 3' nicht mehr auflösen. Die gepunktete Kurve zeigt die MTF des menschlichen Auges (RÖHLER, 1962, Abb.14). Man sieht, das die Optik des menschlichen Auges eine bessere MTF hat, als die des Katzenauges.

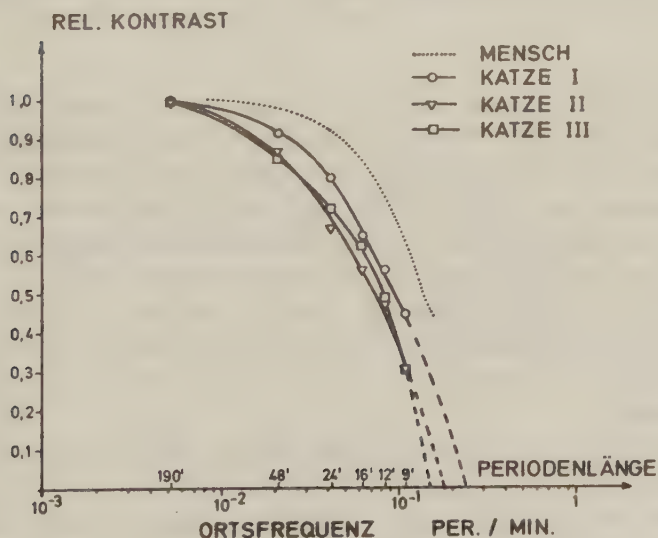


Abb. 4. Die Modulationsübertragungsfunktion des Katzenauges.

1.6.) Das Netzhautbild von Scheiben.

Das Netzhautbild von Scheiben wurde nach folgender Formel (RÖHLER, 1962) aus der MTF der Katze I berechnet. Die Berechnung wurde auf einer elektronischen Rechenanlage (IBM, Typ 1130) durchgeführt.

$$\text{OBJEKT:} \quad d(r) = \begin{cases} 1 & \text{für } 0 \leq r \leq R \\ 0 & \text{für } r > R \end{cases} \quad (1)$$

R = Scheibenradius
r = Abstand vom Scheibenzentrum

$$\text{BILD:} \quad d'(r, R) = 2\pi R \int_0^{\infty} J_0(2\pi r g) \cdot J_1(2\pi R g) \cdot T(g) \cdot dg; \quad (2)$$

BILDMITTE:

g = Ortsfrequenz

T(g) = MTF

J_{0,1} = Besselfunktion 0., 1. Ordnung

$$d'(0, R) = 2\pi R \int_0^{\infty} J_1(2\pi R g) \cdot T(g) \cdot dg; \quad (3)$$

Gemäß diesen Formeln wurden die Lichtverteilungen auf der Netzhaut für vier Scheiben gleicher Leuchtdichte, jedoch verschiedenen Durchmessers berechnet. Abb.5 zeigt das Ergebnis dieser Rechnungen. Als Abszisse ist der Abstand vom Zentrum der Scheiben gezeichnet, die Ordinate zeigt die dazugehörige Lichtintensität. Die Normierung der Ordinate wurde so gewählt, daß die Intensität Eins im Grenzfall $R \rightarrow \infty$ erreicht wird. Der Parameter der vier Kurven ist der Scheibendurchmesser R, die gestrichelten Linien zeigen die Lichtverteilung im Objekt.

Neben den vollkommen abgerundeten Kanten fällt vor allem auf, daß mit abnehmendem Scheibendurchmesser auch die Lichtintensität im Zentrum der Scheiben abnimmt, obwohl die Objekte alle die gleiche Leuchtdichte besitzen. Dieses Abnehmen der Intensität ist in Abb.6 noch einmal extra dargestellt. Diese Kurven wurden nach Formel (3) berechnet, mit konstanter Scheibenleuchtdichte. Abszisse ist in Abb.6 der Radius der Scheiben, Ordinate ist die Intensität im Zentrum der Scheiben.

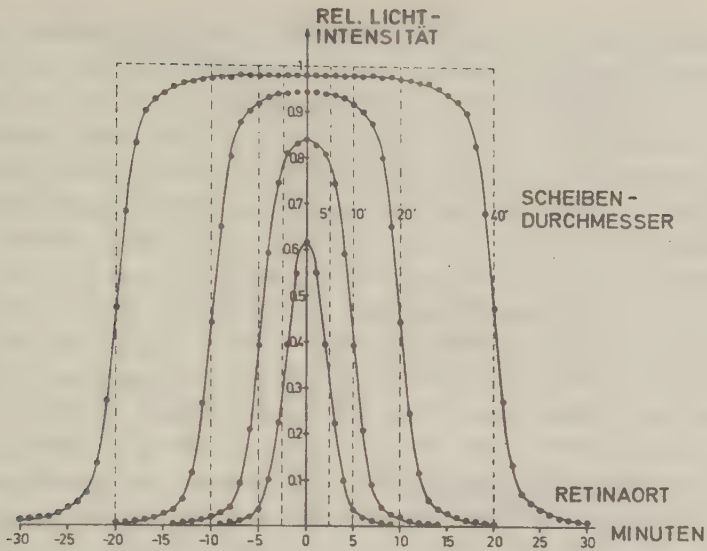


Abb. 5. Die Lichtverteilung im Retinabild von Scheiben verschiedenen Durchmessers.

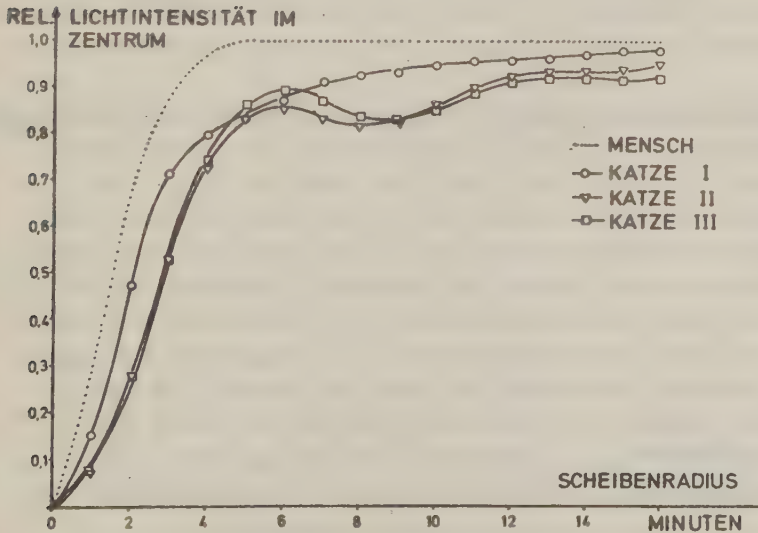


Abb. 6. Die Lichtintensität im Zentrum von Scheiben.

Man sieht, daß bei Anwachsen des Scheibenradius von 0' bis 5' die Lichtintensität nahezu proportional dem Radius zunimmt. Bei 5' ist dann 85 % der Maximalintensität erreicht bei weiterem Anwachsen des Radius nähert sich die Intensität asymptotisch diesem Wert. Das Netzhautbild des menschlichen Auges zeigt ein analoges Verhalten, allerdings tritt die Maximalintensität schon bei 5' auf, wie die gestrichelte Kurve in Abb.6 zeigt. Die Netzhautbilder von Katze II und III zeigen bei 5' lokale Intensitätsmaxima. — Es dürfte sich dabei nicht um Beugungsphänomene handeln, denn dafür ist die Periode von 5' im Auftreten der Maxima zu groß. — Dieser eigenartige Intensitätsverlauf könnte zwei Ursachen haben: Einmal könnte es sein, daß die MTF nicht von der Gitterrichtung unabhängig ist. Dann würde die Formel (3), die nur bei Rotationssymmetrie der MTF gültig ist, zu etwas verzerrten Ergebnissen führen. Zum anderen könnte es sein, daß bei der Abbildung kleiner Scheiben die Lichtverteilung auf der Netzhaut mehr ringförmig ist (Kauistik), dann wäre das Maximum der Intensität nicht mehr im Scheibenzentrum, sondern am Rand.

Die Abnahme der Intensität im Netzhautbild muß bei allen Experimenten mit Reizpunkten $< 10'$ berücksichtigt werden. Reizpunkte dieser Größenordnung werden häufig bei neurophysiologischen Untersuchungen des visuellen Systems angewandt.

I.7.) Das Netzhautbild einer Kante und eines schwarzen Streifens:

Die Berechnung des Netzhautbildes einer Kante erfolgt nach der Formel (2) mit $R \rightarrow \infty$. Man faßt also die Kante als Scheibe mit unendlich großem Durchmesser auf. In Abb.7 ist die Lichtverteilung im Netzhautbild der Kante zwischen einem schwarzen und einem weißen Feld zu sehen. Abszisse ist der Abstand senkrecht zur Kantenrichtung, Ordinate ist die Lichtintensität. Die strich-punktierte Linie zeigt das Lichtprofil des Objektes. Vergleicht man Bild und Objekt, so fällt wieder der starke Glättungseffekt bei der Abbildung auf. Der Grund dafür ist die schlechte Übertragung hoher Ortsfrequenzen durch die Optik des Auges. Die optische Übertragung durch das Auge stellt einen Tiefpaß dar.

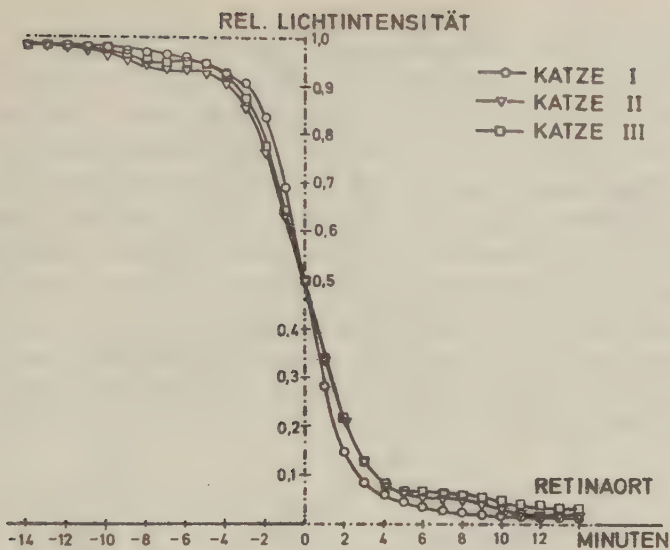


Abb. 7. Die Lichtverteilung im Netzhautbild einer Kante zwischen einem weißen und einem schwarzen Feld.

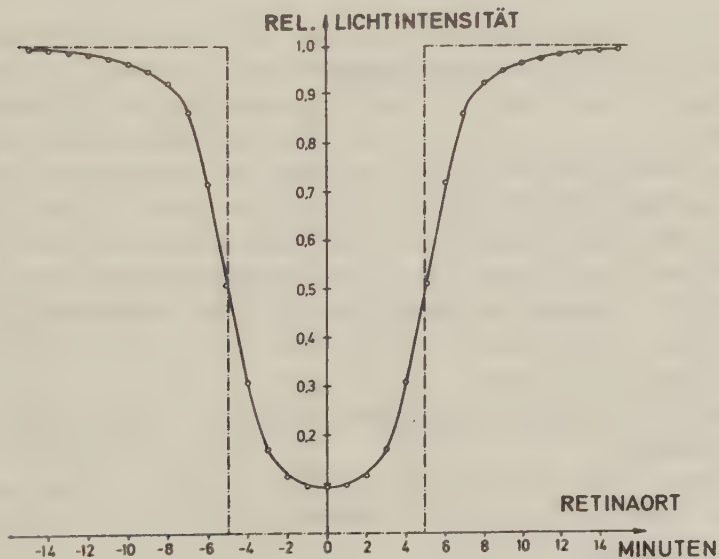


Abb. 8. Die Lichtverteilung im Netzhautbild für einen schwarzen Streifen von 10' Breite.

Setzt man zwei parallele Kanten mit dem Abstand d nebeneinander, mit dem schwarzen Teil in der Mitte, so erhält man einen schwarzen Streifen auf hellem Hintergrund. Das Netzhaut-Bild gewinnt man durch die Summation der Kantenbilder. In Abb.8 ist die Lichtverteilung auf der Retina für einen Streifen von 10' Breite gezeigt (Katze I). Ähnlich wie bei den Scheiben mit kleinerem Durchmesser die Intensität abnimmt, nimmt bei den Streifen die Intensität mit abnehmender Streifenbreite zu.

I.8.) Das Netzhautbild des idealen Punktes:

Der ideale Punkt ist durch eine Leuchtdichtevertelung in Form einer δ - Funktion definiert. Das Netzhautbild läßt sich wie folgt berechnen:

$$\text{OBJEKT: } p(r) = \delta(r) ; \quad \delta(r) = \begin{cases} 0 & \text{für } r \neq 0 \\ \infty & \text{für } r = 0 \end{cases}$$

$$\text{BILD: } p'(r) = 2\pi \int_0^{\infty} J_0(2\pi r g) \cdot g \cdot T(g) \cdot dg ; \quad (4)$$

Die Lichtverteilung für den idealen Punkt ist in Abb.9 dargestellt. Die Abszisse und die Ordinate sind analog den vorhergehenden Kurven gewählt. Die Halbwertsbreite des Punktbildes liegt bei 4' bis 5', es ist deshalb sinnlos, von Punkten kleiner als 4' bei der Abbildung durch das Katzenauge zu sprechen, man kann sie nicht realisieren. Das Punktbild hat auch eine große theoretische Bedeutung, denn genau wie man in der Objektebene jedes Objekt durch ein Faltungsintegral mit der δ - Funktion darstellen kann, läßt sich die dazugehörige Lichtverteilung in der Bildebene durch eine Faltung des Objektes mit dem Punktbild berechnen.

I.9.) Das Netzhautbild des idealen Spaltes und zweier paralleler Spalte:

Der ideale Spalt entsteht durch eine Aneinanderreihung von idealen Punkten längs einer Geraden. Nimmt man als Gerade die Y -Achse, so gilt

$$\text{OBJEKT: } s(x,y) = \begin{cases} 0 & \text{für } x \neq 0 \\ \infty & \text{für } x = 0 \end{cases}$$

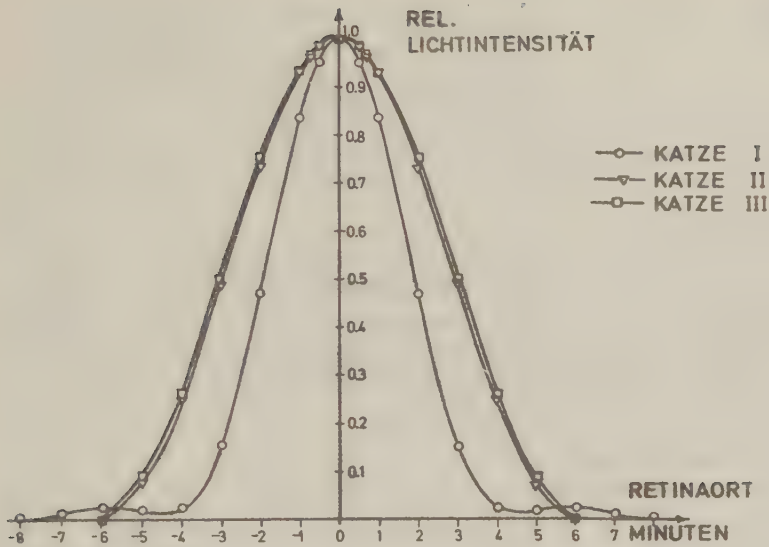


Abb. 9. Die Lichtverteilung im Netzhautbild des idealen Punktes.

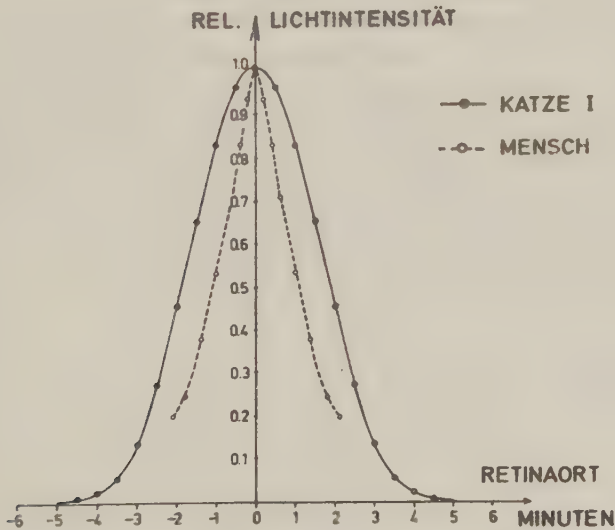


Abb. 10. Die Lichtverteilung im Netzhautbild des idealen Spaltes.

$$\text{BILD: } s'(x,y) = \int_{-\infty}^{+\infty} p'(r) dy'; \quad \text{mit } r = \sqrt{(x^2 + y'^2)}; \quad (5)$$

Die Abb.10 zeigt das Lichtprofil des Spaltbildes auf der Netzhaut(Katze I). Die Halbwertsbreite liegt etwas unter 4'. Die punktierte Kurve zeigt das Spaltbild des Menschenauges (RÖHLER, 1962), hier liegt die Halbwertsbreite bei ungefähr 2'.

Bringt man zwei parallele Spalte näher zusammen als 3,5', so erhält man die Lichtverteilung in Abb.11b. Die beiden unteren Kurven sind die Einzelspaltbilder, die obere Kurve ist ihre Summe, die Lichtverteilung für den Doppelspalt. Es tritt nur ein Maximum auf, deshalb kann dieser Doppelspalt nicht mehr aufgelöst werden. In Abb.11a dagegen, bei einem Spaltabstand von 3,75' können im Netzhautbild bereits zwei getrennte Maxima unterschieden werden. Der Sattel in der Mitte hat 90 % der Lichtintensität der Randmaxima. Nach verhaltensphysiologischen Untersuchungen (SNIGULA & GRÜSSER, 1968) sind Katzen in der Lage, Leuchtdichteunterschiede von 10 % zu erkennen. Es ist deshalb wahrscheinlich, daß die Katze diesen Sattel sieht und die beiden Spalte auflöst. Das optische Auflösungsvermögen des Katzenauges für zwei parallele Spalte läge damit bei 3,75' für Katze I und bei 5,5' für Katze II und III. Bei RAHMANN (1967) und bei SMITH (1936) wird aufgrund von Verhaltensversuchen angegeben, daß die Katze Gitter mit 5,5' Periodenlänge noch gut auflösen kann. Damit stimmt das hier unter Laborbedingungen (künstliche Pupille, narkotisiertes Tier, atropinisiertes Auge, u.s.f.) gemessene optische Auflösungsvermögen gut mit den im Verhaltensversuch gewonnenen Daten überein.

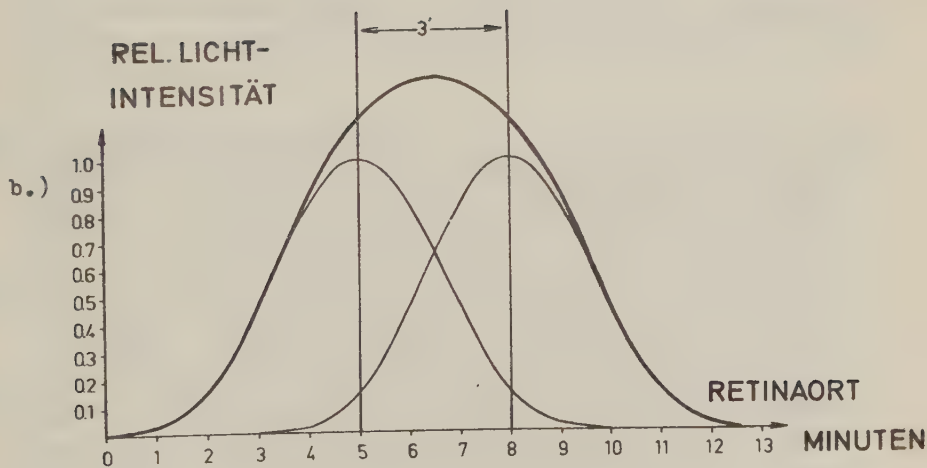
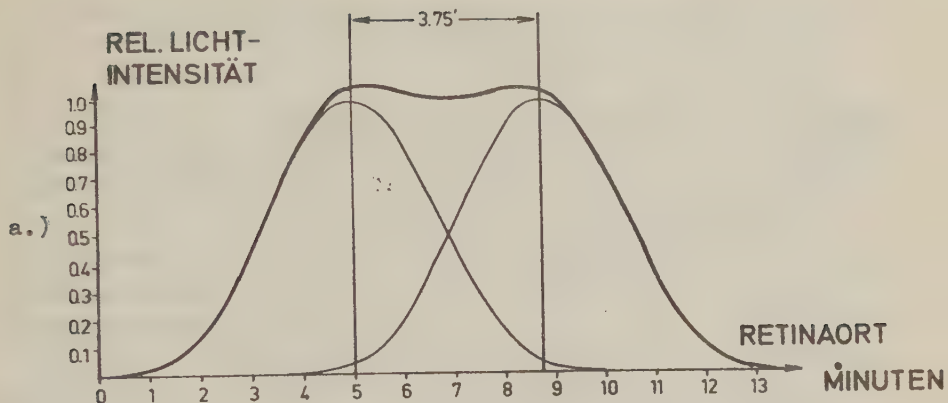


Abb. 11. Das optische Auflösungsvermögen für zwei parallele Spalte. Der Spaltabstand 3,75' in a.) wird noch aufgelöst, der Abstand 3' in b.) nicht mehr.

TEIL IIDAS AUFLÖSUNGSVERMÖGEN DER
NETZHAUTII.1.) Der funktionelle Aufbau der Netzhaut:

KUFFLER (1953) fand bei Mikroelektrodenableitungen einzelner Ganglienzellen im Katzenauge die "antagonistische rezeptive Feldorganisation" der Säugetier-Retina:

Jede retinale Ganglienzelle wird von einem kreisförmigen Gebiet der Rezeptorschicht erregt (Zentrum des rezeptiven Feldes) und von einem konzentrischen, größeren kreisförmigen Gebiet gehemmt (Peripherie des rezeptiven Feldes). Dabei gibt es zwei Typen von Ganglienzellen (ON- Zellen und OFF- Zellen), die folgendermaßen auf das Einbringen eines hellen bzw. eines dunklen Punktes in ihr rezeptives Feld reagieren:

		heller Punkt	dunkler Punkt
ON-Zelle	Zentrum	Erregung	Hemmung
	Peripherie	Hemmung	Erregung
OFF-Zelle	Zentrum	Hemmung	Erregung
	Peripherie	Erregung	Hemmung

Die ON und OFF Zellen, der Antagonismus zwischen Zentrum und Peripherie wurden inzwischen in vielen Arbeiten eingehend erforscht (zusammenfassende Literaturübersicht: JUNG & KORNHUBER, 1961; BISHOP, 1967; CREUTZFELDT. & SAKMANN, 1969). Auch in der Primatenretina findet man die beiden Zelltypen, allerdings komplizieren sich die Verhältnisse dadurch, daß die Zellreaktionen farbspezifisch sind (HUBEL & WIESEL, 1960).

Die Größe des rezeptiven Feldes einer Ganglienzelle wird durch den Durchmesser des Retinagebietes angegeben, aus dem sie erregt, bzw. gehemmt wird. Diese Größe variiert von wenigen Minuten in der Area Centralis bis zu mehr als 10 Grad am Rand des Gesichtsfeldes. Die rezeptiven Felder benachbarter Ganglienzellen überlappen sich stark, so daß ein Punkt auf der Retina gleichzeitig viele Ganglienzellen erregen bzw. hemmen kann.

Die Empfindlichkeit für einen Lichtreiz ist in der Mitte des rezeptiven Feldzentrums (RFZ) am größten und nimmt gegen den Rand hin ab. Analoges gilt für die Empfindlichkeitsverteilung in der rezeptiven Feldperipherie (RFS). Reizt man mit einem kleinen Lichtpunkt in verschiedenen Positionen des rezeptiven Feldes, so ist die Reaktion der Zelle bei Reizung in der Mitte des RFZ am größten und fällt zum Rand hin ab. Auf diese Weise läßt sich das Empfindlichkeitsprofil der Zelle messen, gleichzeitig liefert diese Messung auch den Durchmesser des rezeptiven Feldes.

Eine ausführliche theoretische Behandlung der Phänomene bringt RODIECK, (1965): Er beschreibt die Empfindlichkeit im zentralen erregenden Bereich (RFZ) durch eine Gauß- Funktion, ebenso beschreibt er die Empfindlichkeit im peripheren hemmenden Bereich (RFS) durch eine Gauß- Funktion, jedoch mit größerem Durchmesser. Den zeitlichen Verlauf der Reizantwort spaltet er auf in einen vorübergehenden und in einen andauernden Anteil. Die räumliche Summation und die Reiz- Reaktionskennlinien einzelner Ganglienzellen wurden durch CREUTZFELDT und Mitarbeiter (1970) experimentell und theoretisch untersucht. Eine genaue Beschreibung der "lateralen Inhibition" (Hemmung) und eine Aufspaltung in verschiedene Hemmungsmechanismen bringen GRÜSSER und Mitarbeiter (1971).

II.2.) Anatomische Grundlagen:

DOWLING & BOYCOTT (1966) und BOYCOTT & DOWLING (1969) kamen durch ihre elektronen- und lichtmikroskopischen Untersuchungen über Synapsen und Verschaltungen in der Retina und aufgrund der bekannten rezeptiven Feldstruktur zu der in Abb. 12 dargestellten Hypothese des retinalen Netzwerkes:

In Abb. 12 sind die entscheidenden fünf Zelltypen der Retina (Rezeptoren, Bipolarzellen, Horizontalzellen, Amakrinzellen, Ganglienzellen) und ebenso ihre gegenseitigen synaptischen Kontakte gemäß anatomischen Beobachtungen eingezeichnet. Leider konnte man die Funktion dieser Synapsen bisher nur in der Kaltblütler- Retina durch intrazelluläre Ableitungen untersuchen. (WERBLIN & DOWLING , 1969) In Analogie zu diesen Befunden haben BOYCOTT & DOWLING, (1969)

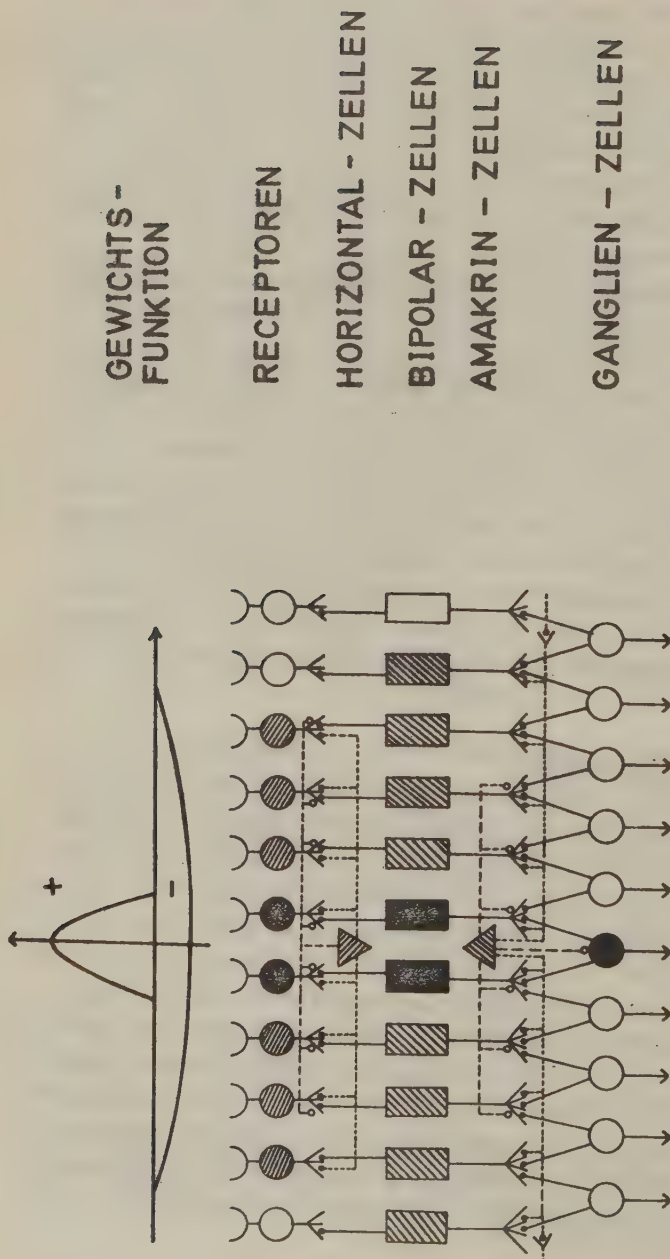


Abb. 12. Schematische Darstellung des retinalen Netzwerkes.

ihre anatomischen Beobachtungen in der Retina der Primaten folgendermaßen interpretiert:

Das rezeptive Feldzentrum (RFZ) wird durch direkten erregenden Kontakt zwischen REZEPTOR $\longrightarrow$ BIPOLAR $\longrightarrow$ GANGLIENZELLE erzeugt. Die Hemmung kann über zwei indirekte Bahnen erfolgen: 1.) REZEPTOR erregt HORIZONTALZELLE und diese hemmt eine erregende BIPOLARZELLE. 2.) REZEPTOR erregt BIPOLARZELLE, diese erregt eine AMAKRINZELLE, welche dann an der GANGLIENZELLE direkt hemmt, oder die Übertragung zwischen BIPOLAR- und GANGLIENZELLE hemmt. Da benachbarte AMAKRINZELLEN miteinander synaptische Kontakte haben, besteht die Möglichkeit einer hemmenden Verschaltung quer durch ausgedehnte Netzhautgebiete. Damit könnten die AMAKRINZELLEN für die neuro-nale Adaptation verantwortlich sein. Gemäß diesem Schema bilden in Abb. 12 die schwarz gezeichneten Zellen in der Mitte das rezeptive Feldzentrum (RFZ), während die seitlichen gestreift gezeichneten Zellen die hemmende Peripherie (RFS) bilden. Erregende Synapsen sind durch kleine ausgefüllte Kreise symbolisiert, während die kleinen offenen Kreise hemmende Synapsen darstellen. Wegen der Übersichtlichkeit wurde nur eine Horizontalzelle und eine Amakrinzelle gezeichnet. Aus dem gleichen Grund wurde das Verhältnis Rezeptoren : Bipolarzellen : Ganglienzellen mit 1 : 1 : 1 gezeichnet. In Wirklichkeit liegt es bei c.a. 100 : 10 : 1, wobei dieses Verhältnis stark vom Netzhautort abhängt. Die oben in Abb.12 gezeichneten Wichtungsfunktionen bedeuten die Empfindlichkeitsverteilung von Erregung und Hemmung im rezeptiven Feld einer Ganglienzelle.

Durch anatomische und physiologische Untersuchungen steht fest, daß die Ausdehnung des RFZ einer retinalen Ganglienzelle durch den Durchmesser ihres Dendriten - Baumes bestimmt wird (BROWN & MAJOR, 1966; CREUTZFELDT et al.,1970). Bei der Katze haben 80% der Ganglienzellen in der Area Centralis einen Zelldurchmesser $< 15 \mu\text{m}$ (= 4'), und der Dendritenbaum dieser Zellen hat annähernd die gleiche Größe (LEICESTER & STONE, 1967). Als nachtaktives Tier hat die Katze in der gesamten Retina wesentlich mehr Stäbchen pro Flächeneinheit als Zapfen. In der Area Centralis haben die Stäbchen $1,5 \mu\text{m}$ (= 0,4') Durchmesser, sie bilden ein dicht gepacktes Mosaik. Man kann somit annehmen,

daß 50 - 100 Rezeptoren auf eine Ganglienzelle konvergieren. Beim menschlichen Auge findet man in der zentralen Fovea nur Zapfen, ihr Durchmesser ist 3 - 6 μm (c.a. 1'). Eine Ganglienzelle der Fovea ist über eine Zwergbipolarzelle mit einem Zapfen verbunden, es liegt eine 1 : 1 Verschaltung vor. Sowohl beim Katzenauge, als auch beim menschlichen Auge werden die Dendritenbäume umso größer, je weiter peripher in der Netzhaut die Ganglienzellen liegen. Damit nimmt auch die Konvergenz der Rezeptoren und Bipolarzellen zu, auf eine Ganglienzelle können im Extremfall mehrere Tausend Rezeptoren konvergieren. Die Dendritenbäume einzelner Ganglienzellen sind vollkommen ineinander "verfilzt", somit kann ein Rezeptor auf viele Ganglienzellen erregend, bzw. hemmend wirken.

II.3.) Mathematische Grundlagen für die Simulation eines vereinfachten und schematischen retinalen Netzwerkes:

Die Rezeptoren transformieren ein Lichtmuster auf der Netzhaut in ein neuronales Erregungsmuster. Die Rezeptorschicht als "Eingangsebene" wird im Simulationsmodell in Form von rezeptiven Feldern mit der "Ausgangsebene", den Ganglienzellen, verknüpft. Jeder Punkt der Ausgangsebene ist mit einem kreisförmigen Gebiet der Eingangsebene erregend (RF_E) und mit einem konzentrischen, größeren kreisförmigen Gebiet (RFS) hemmend verbunden. Dabei sind sowohl die Hemmung als auch die Erregung örtlich gewichtet. Hemmung und Erregung werden als lineare Systeme angenommen, zeitlich dynamische Eigenschaften werden nicht berücksichtigt.

Zur Linearität läßt sich bemerken, daß die Reiz - Reaktionskennlinien der retinalen Ganglienzellen über einen gewissen Bereich dieser Forderung genügen (CREUTZFELDT et al., 1970). Die zeitlich dynamischen Eigenschaften der Retina werden vernachlässigt, denn die Fragestellung lautet: Kann ein System aufgrund seiner örtlichen Eigenschaften zwei räumlich getrennte Lichtreize als getrennt erfassen. Es wird nicht nach dem Zeitpunkt der Aufspaltung in der Reaktion der Zelle gefragt.

---- Die Ableitungen einzelner Neurone aus dem CORPUS GENICULATUM LATERALE im Teil III dieser Arbeit bestätigen, daß das zeitliche Verhalten der Ganglienzellen keine entscheidende Rolle beim Auflösungsvermögen spielt. -----

Mathematisch kann die "Verkoppelung" zwischen Eingangsebene und Ausgangsebene durch ein Faltungsintegral beschrieben werden (REICHARDT, 1962; VON SEELEN, 1967, 1969; MARKO, 1969).

- 1.) Lichtverteilung auf
der Netzhaut: $b(x, y)$
- 2.) rezeptives Feld: $H(x, y)$
- 3.) Erregung in der
Ganglienzellebene: $g(x', y')$

$$g(x', y') = \iint_{-\infty}^{+\infty} b(x, y) \cdot H(x'-x, y'-y) \cdot dx \cdot dy ; \quad (6)$$

Die rezeptive Feldstruktur wird durch die Funktion $H(x, y)$ festgelegt. Gemäß den neurophysiologischen Befunden besteht sie aus zwei Anteilen, einem erregenden Zentralbereich und einem hemmenden Peripheriebereich. Beide besitzen ein Empfindlichkeitsprofil in Form einer Gauß- Funktion. In Abb.13 ist ein Schnitt durch die zweidimensionale Empfindlichkeitsverteilung im rezeptiven Feld dargestellt. Der Abstand von der Mitte des rezeptiven Feldes ist Abzisse, die jeweilige Empfindlichkeit Ordinate. Die obere gestrichelte Kurve zeigt den Verlauf der Erregung, ihre Gleichung lautet:
 $E(r) = E_0 \cdot \exp(-(r^2 / R_1^2))$. Die untere gepunktete Kurve stellt den Verlauf der Hemmung dar: $I(r) = I_0 \cdot \exp(-(r^2 / R_2^2))$. Die ausgezogene Linie ist die Summe von Erregung und Hemmung, also das Empfindlichkeitsprofil im rezeptiven Feld einer retinalen Ganglienzelle

$$H(r) = E_0 \cdot \exp(-(r^2 / R_1^2)) - I_0 \cdot \exp(-(r^2 / R_2^2)) ;$$

In dieser Formel bedeuten: (siehe Abb.13)

E_0 : Die Stärke bzw. die Empfindlichkeit der Erregung

I_0 : Die Stärke bzw. die Empfindlichkeit der Hemmung

$2 \cdot R_1$: Der Durchmesser des rezeptiven Feldzentrums (RFZ)

$2 \cdot R_2$: Der Durchmesser der rezeptiven Feldperipherie (RFS)

Diese vier Parameter lassen sich unabhängig voneinander variieren, sie nehmen auch in der Retina je nach Lage der Ganglienzellen ganz verschiedene Werte an.

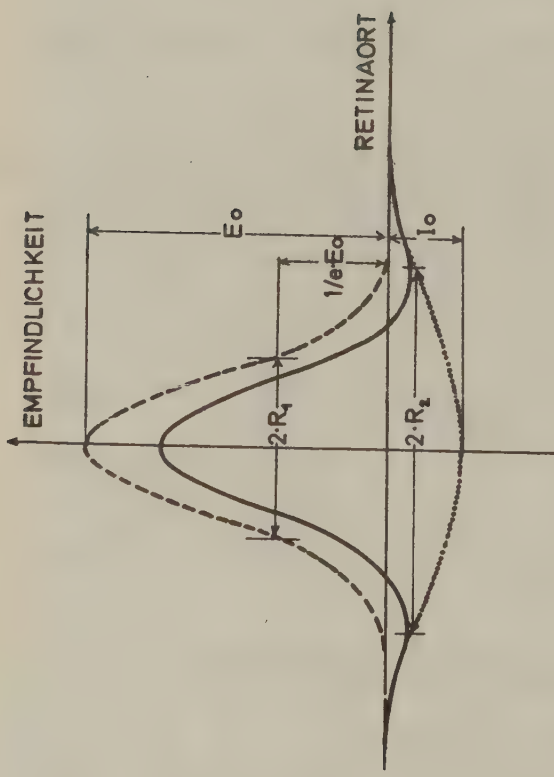


Abb. 13. Das Empfindlichkeitsprofil im rezeptiven Feld einer Ganglienzelle.

Für die Simulation wird als RFZ - Durchmesser der Wert $2 \cdot R_1$ angegeben. Bei diesem Durchmesser ist die Empfindlichkeit auf $1/e \cdot E_0$ (= 37 % von E_0) abgefallen. Beim doppelten Durchmesser, also bei $4 \cdot R_1$ beträgt die Empfindlichkeit noch 1,8 % von E_0 . Zwischen diesen beiden Werten, ungefähr bei $3 \cdot R_1$ dürfte der anatomisch und neurophysiologisch meßbare RFZ - Durchmesser liegen. Wenn also die Area Centralis des Katzenauges mit RFZ - Durchmessern von $2 \cdot R_1 = 2'$ simuliert wird, so stimmt $3 \cdot R_1 = 3'$ gut mit den bereits erwähnten anatomischen Daten überein. (LEICESTER & STONE, 1967)

Mit Hilfe einer elektronischen Rechenanlage wurde die Erregung der Ganglienzellschicht gemäß Formel (6) berechnet. Da als "Lichtreize" parallele Doppelspalte in Richtung der y - Achse angenommen wurden, konnte die Integration über die y - Achse geschlossen (analytisch) durchgeführt werden, und es mußte auf der Rechenanlage nur noch das eindimensionale Integral über die x - Achse numerisch berechnet werden. Ein an die Rechenanlage angeschlossener x-y Schreiber zeichnete die berechneten Verteilungskurven aus. (Abb.14 - Abb.20).

ERGEBNISSE

II.4.) Die Area Centralis:

Für die Simulation der Area Centralis wurde folgende rezeptive Feldstruktur angenommen: RFZ - Durchmesser $2 \cdot R_1 = 2'$; RFS - Durchmesser $2 \cdot R_2 = 4'$; Erregung $E_0 = 1$; Hemmung $I_0 = 0,215$;

In Abb.14 sind die Ergebnisse der Berechnung für zwei parallele helle Spalte von $5'$ Abstand dargestellt. Die Abszisse zeigt einen Schnitt durch die Retina- Ebene senkrecht zur Spaltrichtung. Es sind in diese Abbildung drei verschiedene Kurven eingezeichnet:

- 1.) Die zwei gepunkteten Zacken zeigen die Lichtverteilung der Doppelspalte. Die Basisbreite der Spalte ist kleiner als eine halbe Minute, die Maximumsintensität wurde auf Eins normiert.
- 2.) Die Lichtverteilung im Bild der beiden Spalte auf der Retina zeigt die gestrichelte Kurve, auch sie ist im Maxi-

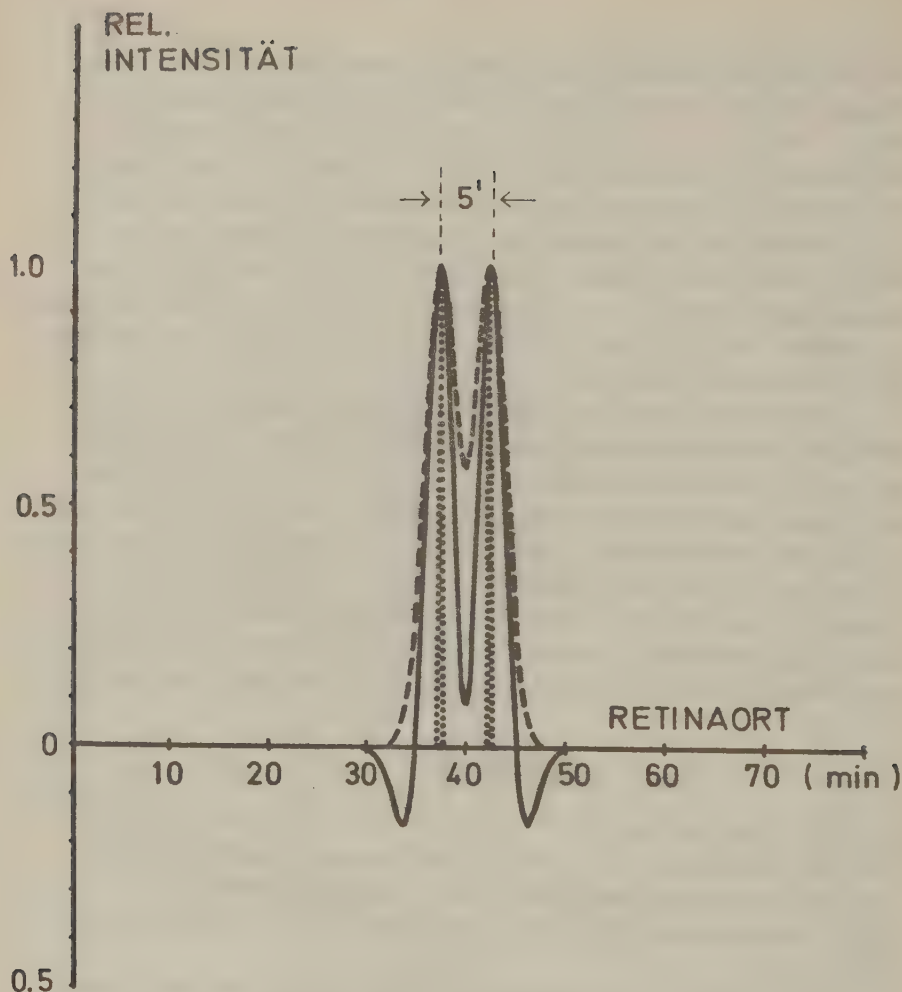


Abb. 14. Das Erregungsprofil eines Doppelspaltes.

Die gepunktete Kurve zeigt die Lichtverteilung des Objektes. Die gestrichelte Kurve zeigt die Lichtverteilung im Netzhautbild. Die ausgezogene Kurve stellt die Erregungsverteilung in der Ganglienzellschicht dar.

mum auf Eins normiert.

3.) Die ausgezogene Linie zeigt das Erregungsprofil für die Doppelspalte in der Ganglienzellschicht, die Maximalerregung ist auf Eins normiert. Jeder Punkt der Abszisse repräsentiert eine Ganglienzelle, die dazugehörige Ordinate zeigt die Erregung dieser Zelle. Die negativen Erregungswerte zeigen eine Ganglienzellaktivität, die kleiner ist als die Spontanerregung der Ganglienzellen, also Hemmung.

Das Erregungsprofil der Ganglienzellen in Abb.14 läßt sich auch folgendermaßen deuten: Man greift eine bestimmte Ganglienzelle der Area Centralis heraus (z.B. durch Registrierung mit einer Mikroelektrode) und reizt diese Zelle mit dem Doppelspalt in vielen, nur wenig gegeneinander verschobenen Positionen. Trägt man dann als Abszisse jeweils den Reizort des Doppelspalt und als Ordinate die zugehörige Reaktion der Ganglienzelle auf, so kommt man auf das gleiche Erregungsprofil wie in Abb.14 (durchgezogene Kurve).

Vergleicht man in Abb.14 die Lichtverteilungskurve mit dem Erregungsprofil der Ganglienzellen, so fällt die Erhöhung des Kontrastes durch die neuronale Übertragung auf. Während in der Lichtverteilung auf der Retina der Sattel zwischen den Spalten 60 % der Randintensität aufweist, hat diese Einbuchtung zwischen den Spalten im neuronalen Erregungsmuster nur noch 10 % der Randintensität. In der Ausgangsebene der Retina ist also das Merkmal "DOPPELSPALT" besser repräsentiert, als in der Lichtverteilung. Das neuronale Netzwerk ist also ein Filter, das die negativen Einflüsse der optischen Übertragung auf die Bildqualität zum Teil wieder ausgleicht.

Es wurde nun untersucht, was sich bei einer Verringerung des Spaltabstandes ereignet. In Abb.15 wurde das Profil der Lichtverteilung und der Ganglienzellerregung für drei verschiedene Spaltabstände errechnet. Im linken Bild beträgt der Spaltabstand 4', sowohl die Lichtverteilung, als auch die Ganglienzellerregung zeigen einen deutlichen Sattel zwischen den Spalten. Im mittleren Bild beträgt der Doppelspaltabstand 3,5', hier ist die Grenze des optischen Auflösungsvermögens erreicht, der Sattel in der Lichtverteilung hat 98 % der Randintensität, ein minimaler Unterschied. Trotzdem ist das neuronale Netzwerk in

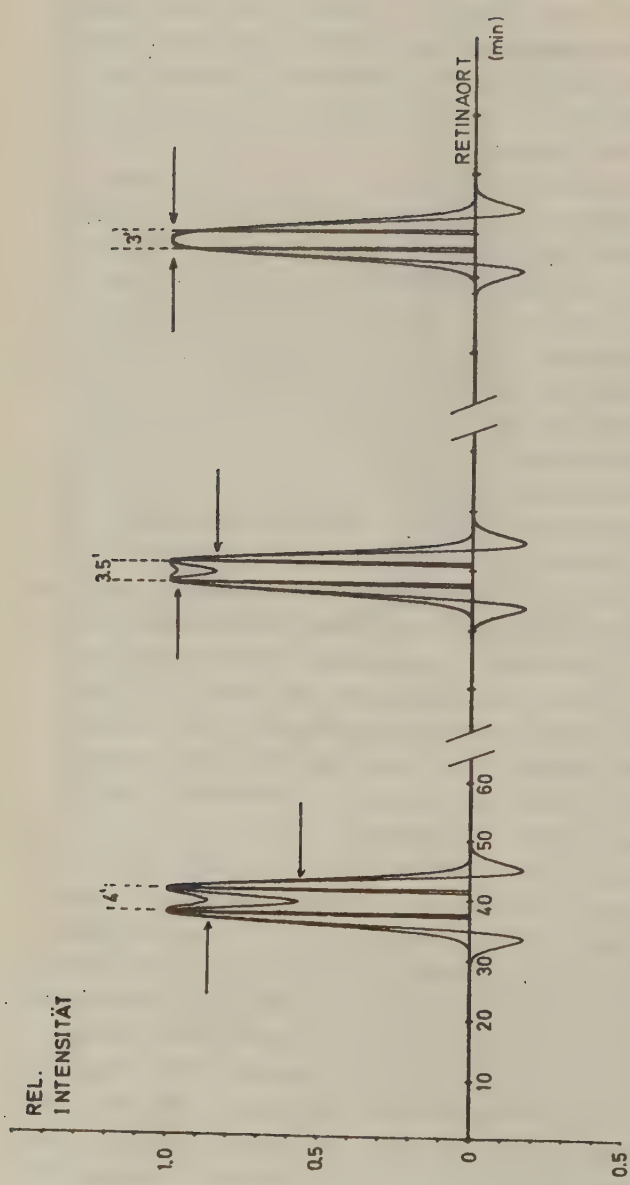


Abb. 15. Das Auflösungsvermögen der Area Centralis

Es ist das Erregungsprofil in der Retina für drei verschiedene Spaltabstände dargestellt. Die nach rechts gerichteten Pfeile weisen auf den Sattel im Lichtprofil, die nach links gerichteten Pfeile weisen auf den entsprechenden Sattel in der Ganglienzellerregung.

der Lage diesen Unterschied deutlich hervorzuheben, der Doppelspalt wird noch aufgelöst. Im Bild ganz rechts schließlich, bei 3' Spaltabstand, zeigen weder die Lichtverteilung auf der Netzhaut, noch die Erregung in der Ganglienzellschicht eine Abnahme der Intensität in der Mitte zwischen den Spalten, der Doppelspalt kann hier nicht mehr aufgelöst werden. Führt man wieder die bereits im optischen Teil dieser Arbeit angeführte 90 % Schwelle für die Erkennbarkeit des Sattels ein, so kommt man zu dem Ergebnis: Das Auflösungsvermögen für parallele helle Linien auf dunklem Hintergrund beträgt in der Area Centralis der Katze 3-4 Minuten. Bei den Primaten und beim Menschen liegt dieses Auflösungsvermögen bei c.a. einer Minute.

II.5.) Die Abhängigkeit der Sehschärfe vom Durchmesser des rezeptiven Feldzentrums:

Der Durchmesser des RFZ wurde bei den Rechnungen zu Abb.16 variiert. Als Spaltabstand wurden 7' gewählt, was ja in der Area Centralis noch gut aufgelöst wird. In Abb.16, bei der linken Figur beträgt der RFZ- Durchmesser 4'. Die Einstülpung in der Mitte zwischen den beiden Spalten ist bei der neuronalen Erregung wesentlich tiefer, als bei der Lichtverteilung, der Doppelspalt wird mit optimalem Kontrast aufgelöst. Im mittleren Bild, bei einem RFZ- Durchmesser von 8', hat die Einstülpung im neuronalen Erregungsmuster deutlich abgenommen, die Auflösung ist schlechter geworden, obwohl die Lichtverteilung mit der im linken Bild identisch ist. Ganz rechts schließlich, bei einem RFZ- Durchmesser von 10', zeigt das neuronale Erregungsmuster nur noch ein Maximum in der Mitte zwischen den Spalten, somit wird ein Spaltabstand von 7' nicht mehr aufgelöst.

Das allmähliche Verschwinden der Einstülpung in der Mitte zwischen den Spalten mit Anwachsen des RFZ- Durchmessers ist in Abb.17 noch einmal dargestellt. Als Abszisse wurde der RFZ- Durchmesser gewählt, die Ordinate zeigt das Verhältnis der neuronalen Erregung zwischen den Spalten (also am Sattel) zur Erregung am Ort der Spalte. Der Spaltabstand beträgt 50'. Das Verhältnis (Sattelintensität : Randintensität = 90%) ist durch eine Gerade markiert. Liegt die Kurve unter dieser Geraden, so lösen die Zellen den Doppelspalt auf, liegt sie darüber, dann lösen sie ihn nicht mehr auf. Bei einem RFZ- Durchmesser von

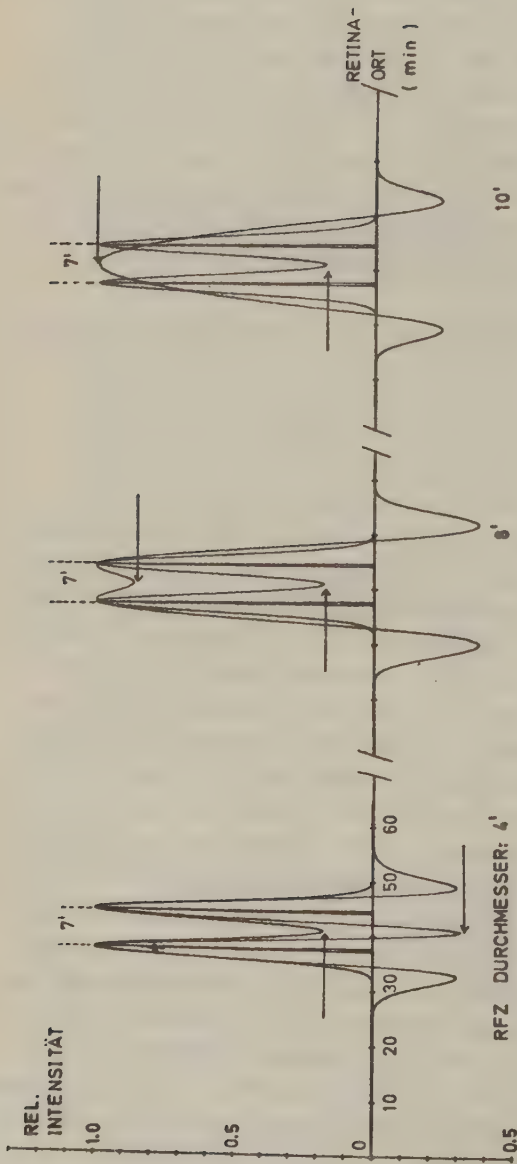


Abb. 16. Der Einfluß der Größe des rezeptiven Feldes auf das Auflösungsvermögen von Doppelspalten.

Es ist das Erregungsprofil auf der Retina für drei verschiedene RFZ-Durchmesser dargestellt. Die nach rechts gerichteten Pfeile weisen auf den Sattel im Lichtprofil, die nach links gerichteten Pfeile weisen auf den entsprechenden Sattel in der Ganglienzellerregung.

VERHÄLTNISS DER INTENSITÄTEN

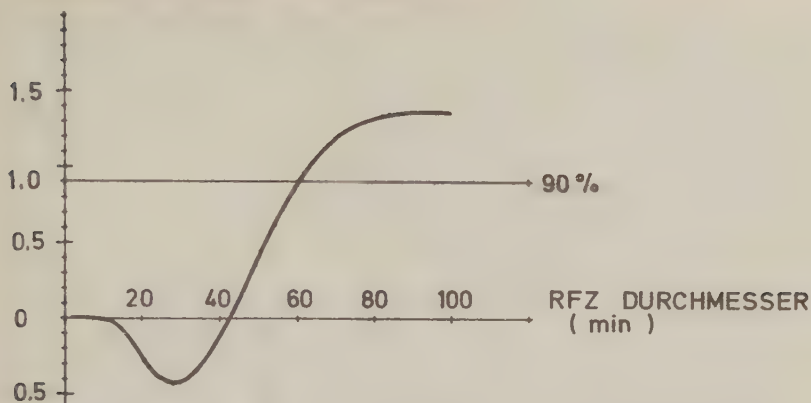


Abb. 17. Der Einfluß des RFZ-Durchmessers auf die retinale Übertragung.

60' können also gerade noch zwei Spalte mit 50' Spaltabstand aufgelöst werden. Bei 30' RFZ- Durchmesser zeigt die Kurve ein Minimum, der 50' Doppelspalt wird also durch ein solches Netzwerk mit dem besten Kontrast übertragen. Geht man vom mathematischen RFZ- Durchmesser ($2R_1$) über zum physiologisch-anatomischen RFZ- Durchmesser ($3 \cdot R_1$) so kann man für Ganglienzellen, deren RFZ größer ist als 15', folgende Regel aufstellen: Eine Ganglienzelle mit dem RFZ- Durchmesser D kann gerade noch einen Doppelspalt mit dem Spaltabstand $D/2$ auflösen. Bei RFZ- Durchmessern $< 15'$ spielt bei der Katze die optische Übertragung durch das Auge eine entscheidende Rolle.

Wie bereits erwähnt nimmt gegen die Peripherie der Netzhaut der Durchmesser der rezeptiven Felder zu. Daraus folgt gemäß obiger Regel eine Abnahme der Sehschärfe. Auch beim menschlichen Auge nimmt die Sehschärfe von der Fovea zur Netzhautperipherie hin ständig ab. Während man im zentralen Bereich der Fovea c.a. 1' auflösen kann, ist das Auflösungsvermögen in der Peripherie in der Größenordnung von einigen Grad- Sehwinkel (WERTHEIM, 189). Diese Abnahme der Sehschärfe wurde früher manchmal mit der gleichzeitigen Abnahme der Rezeptordichte in der Peripherie in Zusammenhang gebracht. Dies dürfte jedoch falsch sein, vielmehr dürfte die Vergrößerung der rezeptiven Felder zur Verschlechterung der Sehschärfe führen.

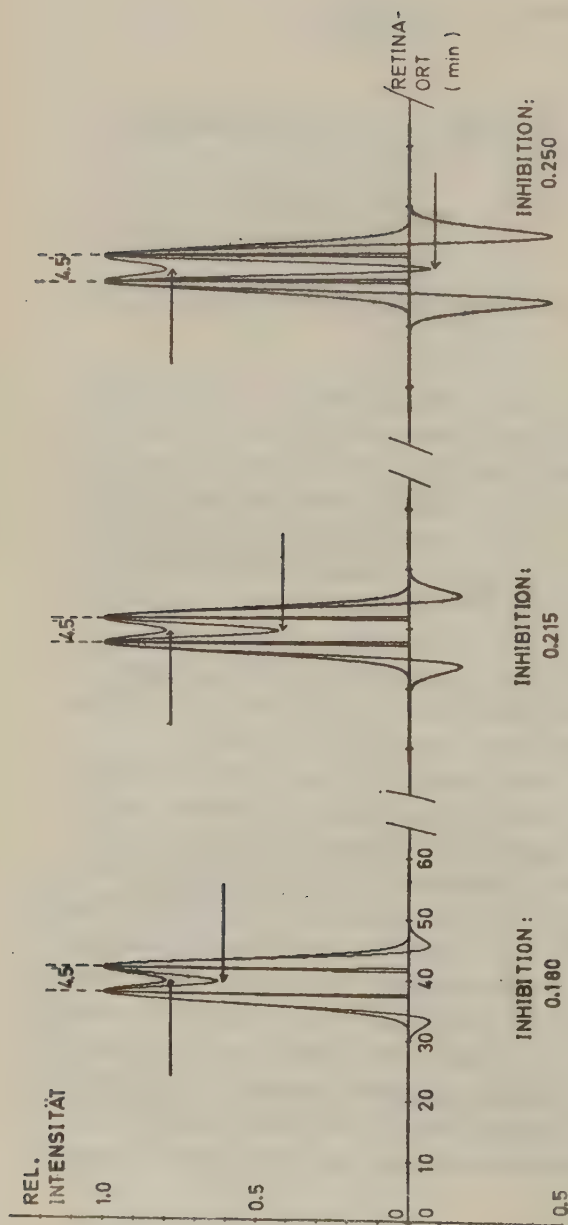


Abb 18. Der Einfluß der Hemmung auf das Auflösungsvermögen von Doppelspalten.

Es ist das Erregungsprofil auf der Retina bei drei verschiedenen Inhibitionsstärken dargestellt. Die nach rechts gerichteten Pfeile kennzeichnen den Sattel im Lichtprofil, die nach links gerichteten Pfeile weisen auf den entsprechenden Sattel in der Ganglienzellerregung.

II.6.) Die Abhängigkeit der Sehschärfe von der Hemmung:

Es wird oft darüber spekuliert, daß die laterale Inhibition, also die Hemmung in der Peripherie des rezeptiven Feldes, das Auflösungsvermögen erhöht (RATLIFF, 1965). Die Abb.18 zeigt für die Area Centralis, welchen Einfluß die laterale Inhibition auf das Auflösungsvermögen von Doppelspalten hat. Der Spaltabstand beträgt $4,5'$, der RFZ- Durchmesser $2 \cdot R_1 = 2'$, der RFS- Durchmesser $2 \cdot R_2 = 4'$, die Erregung $E_0 = 1$, die Hemmung I_0 ist variabel. Im Bild ganz links von Abb.18 beträgt die Hemmung $I_0 = 0,18$, die Ganglienzellen lösen den Doppelspalt gut auf, der Sattel in der Mitte hat 60 % der Randintensität. Im mittleren Bild, bei einer Inhibitionsstärke $I_0 = 0,215$ ist der Sattel tiefer, er hat nur noch 45 % der Randintensität. Im Bild ganz rechts schließlich, mit $I_0 = 0,25$ sind die Zellen in der Mitte zwischen den Spalten sogar gehemmt. Gegenüber dem Profil der Lichtverteilung, wo der Sattel noch 80 % der Randintensität aufweist, hat sich der Kontrast somit stark verbessert.

Würde man die Stärke der Inhibition (I_0) noch weiter steigern, so hätten alle Zellen in der Gegend des Doppelspalt negative Erregung, sie wären vollständig gehemmt. Die Ursache dafür liegt darin, daß die Peripherie des rezeptiven Feldes wegen ihrer viermal so großen Fläche die Zentrumserregung vollständig wegheben kann, auch wenn I_0 nur etwas mehr als ein Viertel von E_0 beträgt.

Bis jetzt wurde nur festgestellt, daß die Hemmung den Kontrast in der Ganglienzellerregung verstärkt. Wie steht es nun mit der Auflösungsgrenze, kann diese verbessert werden? In der Abb. 13 ist das Empfindlichkeitsprofil eines rezeptiven Feldes zu sehen. Der Durchmesser der hemmenden Peripherie ist doppelt so groß wie der Durchmesser des erregenden Zentrums. Die Stärke der Hemmung kann aus den oben angeführten Gründen nicht größer werden als $I_0 = 1/4 \cdot E_0$. Aus der Überlagerung von Erregungs- und Hemmungskurve resultiert der Gesamttemplefindlichkeitsverlauf. Der Durchmesser des erregenden RFZ (Abfall auf $1/e$) hat sich dabei auf 75 % des ursprünglichen RFZ verkleinert. Damit hat sich auch das für die Auflösung verantwortliche Mosaik der

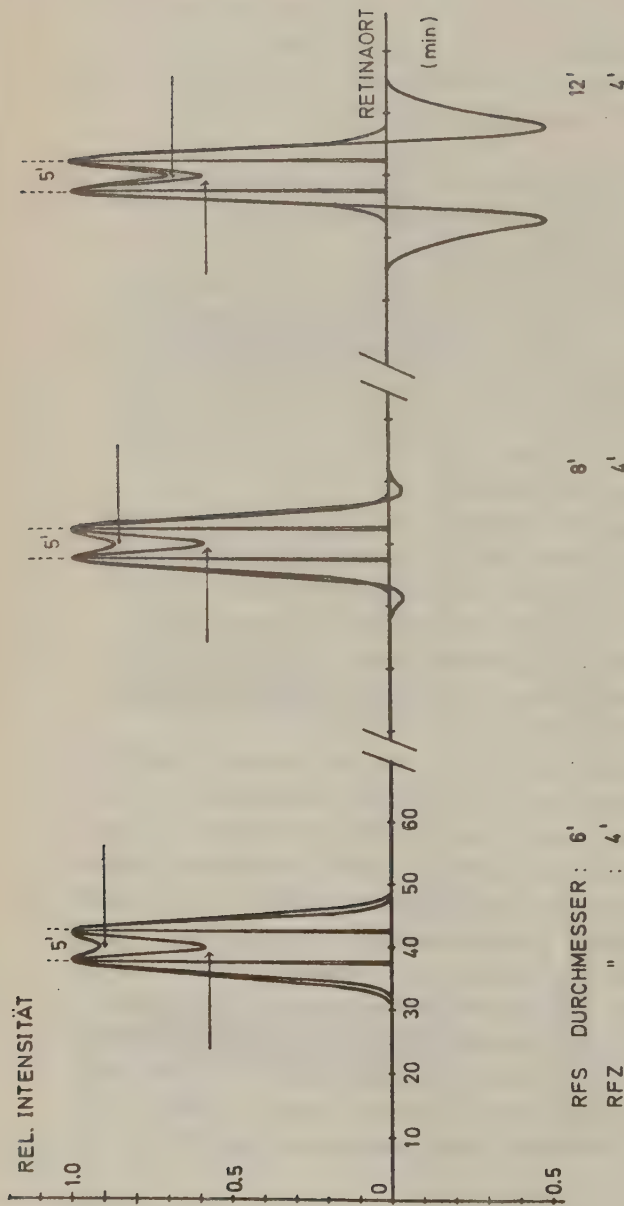


Abb. 19. Der Einfluß der rezeptiven Feld-Peripherie auf das Auflösungsvermögen von Doppelspalten.

Es ist das Erregungsprofil auf der Retina bei drei verschiedenen RFS-Durchmessern dargestellt. Die nach rechts gerichteten Pfeile kennzeichnen den Sattel im Lichtprofil, die nach links gerichteten Pfeile weisen auf den entsprechenden Sattel in der Ganglienzell-erregung.

Ganglienzellschicht verfeinert. Mit diesem Netzwerk können dann um 25 % kleinere Spaltabstände aufgelöst werden, als mit einem Netzwerk, das keine hemmende Peripherie besitzt. Das bedeutet, die absolute Auflösungsgrenze wird durch die RFS- Hemmung nur geringfügig verbessert. Die eigentliche Bedeutung der lateralen Inhibition dürfte darin liegen, daß örtliche Lichtunterschiede auf der Netzhaut in der neuronalen Erregung stark überhöht repräsentiert werden (Kontrastverstärkung).

II.7.) Der Einfluß der rezeptiven Feld- Peripherie auf das Auflösungsvermögen:

Bei den bisherigen Rechnungen wurde angenommen, daß die Peripherie des rezeptiven Feldes doppelt so groß wie das Zentrum sei. In den Kurven von Abb.19 wird der Peripheriedurchmesser bei konstantem Zentrumsdurchmesser variiert. Der Zentrumsdurchmesser beträgt $2 R_1 = 4'$, die Stärke der Hemmung $I_0 = 0,1 E_0$.

Der Spaltabstand beträgt $5'$, er wird durch die Optik noch gut aufgelöst. In der linken Kurve, bei einem RFS- Durchmesser von $6'$, kann das neuronale Netzwerk den Doppelspalt gerade noch auflösen. Im mittleren Bild, bei $8'$ RFS- Durchmesser, hat sich der Sattel in der Mitte zwischen den Spalten geringfügig vertieft. Die rechte Kurve mit einem RFS- Durchmesser von $12'$ zeigt die beste Auflösung. Man kann also sagen, daß die Vergrößerung des RFS eine leichte Verbesserung des Auflösungsvermögens mit sich bringt, allerdings mit dem Nachteil verbunden, daß die größere Peripherie nur eine schwächere Hemmung zuläßt.

T E I L I I IDAS AUFLÖSUNGSVERMÖGEN EINZELNER GANGLIENZELLEN IM
CORPUS GENICULATUM LATERALE DER KATZE.EINLEITUNG

DIE ANATOMISCHE UND FUNKTIONELLE STRUKTUR DES CORPUS GENICULATUM LATERALE (CGL).

III.1.) Der Aufbau und die Eigenschaften einer Nervenzelle (HAAS, 1962; KATZ, 1966): Die Nervenzelle besteht aus einem Zellkörper (Soma), mehreren Dendriten, und einem Axon. Die Dendriten bilden die "Eingangskanäle" der Nervenzelle, das Axon ist der "Ausgangskanal". Die Zellkörper der CGL- Nervenzellen haben Durchmesser zwischen 10 und 50 μm , der Durchmesser der Dendriten und des Axons liegt bei 1 bis 5 μm . Zellkörper und Dendriten der Nervenzelle sind von einer selektiv permeablen Membran umgeben. Infolge der unterschiedlichen Permeabilität dieser Membran für Kalium-, Natrium- und Chlorionen baut sich zwischen Innen- und Außenseite der Nervenzelle ein Konzentrationsgefälle dieser Ionenarten auf. Dies führt zu einer elektrischen Potentialdifferenz, das Innere der Zelle ist 90 mV negativ gegenüber dem Außenraum. Am Zellkörper und an den Dendriten enden die Axone anderer Nervenzellen. Sie bilden an der Zellmembran Kontakte, die Synapsen genannt werden. Wird eine solche Kontaktstelle durch einen elektrischen Impuls erregt, so schüttet sie einen chemischen Übertragungsstoff (Transmitter) aus, der die Permeabilität der Zellmembran lokal ändert. Es setzt ein Ionenstrom durch die Membran ein und das Membranpotential ändert sich an dieser Stelle. Je nach Art des Transmitters und des Ionenstroms wird dabei das Membranpotential depolarisiert (Erregung) oder hyperpolarisiert (Hemmung). Diese lokale Potentialänderung breitet sich elektrotonisch über die ganze Zelle aus. Am Ursprung des Axons (Axonhügel) kann es dadurch nach Erreichen einer Schwelle zur Auslösung eines "Aktionspotentials" (Spike) kommen. Das Aktionspotential ist ein 110 mV großer elektrischer Puls, der wieder durch einen aktiven Membranprozess entsteht, seine Dauer beträgt c.a. 1 msek. Diese "Entladung" der Zelle wandert dann mit endlicher Ausbreitungsgeschwindigkeit (6 - 50 m/sek) am Axon entlang und kann am Axonende, an den Synapsen, einen Transmitter freisetzen. Je

nach Art des Transmitters wird die nachgeschaltete Zelle entweder gehemmt oder erregt. Eine Zelle ist umso stärker erregt, je mehr Aktionspotentiale in ihr entstehen. Es ist also die Anzahl der Aktionspotentiale pro Sekunde ein Maß für den Erregungszustand einer Zelle, die Information im Nervensystem liegt "pulsfrequenzmoduliert" vor. Bringt man eine Mikroelektrode in die unmittelbare Nähe der Zelle, so kann man die Aktionspotentiale ableiten und registrieren. Auf diese Weise wird z. B. die Reaktion einer Ganglienzelle des CGL bei Lichtreizung des Auges gemessen.

III.2.) Die Funktion des CGL der Katze:

Das CGL ist die Verbindungsstation zwischen Auge und Gehirn. Die Axone der retinalen Ganglienzellen treten am blinden Fleck aus dem Auge aus und bilden den Sehnerv. Im optischen Chiasma kreuzen sich die von beiden Augen kommenden Sehnerven und spalten sich auf. Die Fasern der linken Retinahälfte beider Augen münden ins linke CGL, die Fasern der rechten Retinahälften enden im rechten CGL. Das CGL besteht bei der Katze aus drei Schichten: Lamina A, A₁, und B (GUILLERY, 1966). Die Nervenfasern des gleichseitigen Auges münden in Schicht A₁, die Fasern des gegenseitigen Auges enden in Schicht A und B. Das CGL ist streng "retinotop" organisiert, d.h. benachbarte CGL Gebiete sind mit benachbarten Retinaorten verknüpft. Die Axone der retinalen Ganglienzellen spalten sich im CGL auf und enden an den Dendriten der CGL- Zellen mit synaptischen Kontakten. Dabei ist jede CGL- Zelle mit einer oder mehreren benachbarten Retinazellen erregend verbunden. Ebenso ist jede Zelle mit einem konzentrischen, größeren Retinagebiet hemmend verbunden. Damit besitzt jede CGL- Zelle einen Bereich auf der Retina, in dem sie durch Licht gereizt wird, sie hat also ein rezeptives Feld (HUBEL, 1960; SINGER, 1969). Das rezeptive Feld der CGL- Zellen hat den gleichen Aufbau, wie das der retinalen Ganglienzellen. Ein erregender Zentralbereich ist von einem hemmenden Peripheriebereich umgeben. Erregung und Hemmung zeigen eine örtliche Wichtung in Form einer Gauß- Funktion.

Die Axone der CGL- Zellen münden zum größten Teil in die Sehrinde des Gehirns. Neben den Eingängen aus der Retina findet man im CGL auch Einflüsse aus den Gebieten der Sehrinde (corticofugale Fasern) (KALIL & CHASE, 1970) und aus anderen

Teilen des Zentralnervensystems (SINGER, 1971). Das CGL dürfte deshalb nicht nur eine einfache Relaisstation sein, sondern dürfte auch eine bedeutende Rolle in der Informationsverarbeitung durch das visuelle System spielen (SINGER & WÄSSLE, 1971). Über die Bedeutung der außerretinalen Einflüsse auf das CGL herrscht noch weitgehende Unklarheit.

M E S S U N G E N

III.3.) Die Registrierung und Auswertung der Zellreaktion:

Die Versuche wurden an 25 erwachsenen Katzen durchgeführt. Die Operation der Tiere erfolgte analog der Beschreibung in Teil I dieser Arbeit. Am Ende der Präparation wurde der Kopf der Katzen in einem "stereotaktischen" Kopfhalter fixiert. Dieser Kopfhalter ermöglichte es, im Schädel der Katzen ein Koordinatensystem festzulegen und die Lage jedes Gehirnteils von außen exakt anzugeben. Durch eine Öffnung in der Schädeldecke wurde die Elektrode mit einem hydraulischen Mikrovortrieb ins CGL eingestochen. Die Elektroden waren elektrolytisch gespitzte Wolframdrähte, mit einem Spitzendurchmesser $< 1 \mu\text{m}$. Die Spitze war auf 5 - 10 μm Länge blank, der Schaft der Elektrode war mit Lack isoliert (HUBEL, 1957). Das spitze Ende der Elektrode hatte bei der Ableitung elektrischen Kontakt mit einer CGL-Zelle, das andere Ende war mit einem Kathodenfolger verbunden. Der Kathodenfolger ist ein Vorverstärker mit hohem Eingangswiderstand und sehr kleinem Ausgangswiderstand, er belastet das Neuron bei der Ableitung nicht. Der Ausgang des Kathodenfolgers war an den einen Eingang eines Differentialverstärkers angeschlossen. Am zweiten Eingang lag eine indifferente Elektrode, die in der Nackenmuskulatur der Katze steckte. Der Ausgang des Differentialverstärkers spaltete sich in drei Wege auf: Einmal war er zur Versuchskontrolle an einen Elektronenstrahloszillographen angeschlossen, ein zweiter Ausgang war mit einem Schmitt-Trigger verbunden. Durch diesen Schmitt-Trigger wurden die Aktionspotentiale in Einheitsimpulse umgeformt (digitalisiert), und konnten auf einem Laborrechner (CAT 1000) direkt während des Versuches ausgewertet werden. Über den dritten Ausgang des Verstärkers wurde die Zellreaktion auf Tonband aufgenommen und später nach den

Versuchen an einer elektronischen Rechenanlage (IBM 1130 mit Analog- Digitalumwandler) ausgewertet. Die Auswertung bestand darin, daß man die Aktionspotentiale der Zelle während eines optischen Reizes zählte und diese Reaktion über zehn Reize mittelte. In einem Diagramm wurde dann die Zeit nach Reizbeginn als Abszisse aufgetragen, während die mittlere Anzahl der Zellentladungen pro Zeiteinheit als Ordinate aufgetragen wurde. Man nennt diese Darstellungsweise Histogramm. Im Histogramm ist das gemittelte Reaktionsverhalten einer Zelle während eines Lichtreizes aufgezeichnet.

III.4.) Die Lichtreizung:

Die Katze schaute während des Versuchs auf die Mitte eines Schirms, der in 75 cm vor ihren Augen angebracht war. Mittels Kontaktlinsen waren die Augen auf diesen Abstand korrigiert. Der Schirm war mit einer diffus- streuenden, transparenten Folie bespannt, darauf wurden die Lichtreize projiziert. Der Schirm war gleichmäßig mit einer Hintergrundsleuchtdichte von c.a. 1 cd/m^2 ausgeleuchtet. War man beim Vortreiben der Mikroelektrode auf Kontakt mit einer CGL- Zelle gekommen, so wurde zuerst deren rezeptives Feld auf dem Schirm gesucht. Da jedem Retinaort ein Punkt auf dem Schirm entsprach, ließ sich auch dem rezeptiven Feld auf der Retina eine eng begrenzte Fläche auf dem Schirm zuordnen. Auf diese RFZ- Fläche wurden die Lichtpunkte zur Zellanalyse projiziert. Durch eine Lampe mit Magnetverschluß konnte der Lichtreiz im rezeptiven Feld auf ein elektrisches Signal hin an- und ausgemacht werden.

Zur Bestimmung des Auflösungsvermögens der Zellen wurden mit einem Diaprojektor Doppelspaltbilder auf den Schirm projiziert. Die Spaltabstände am Schirm konnten im Bereich von $10'$ bis 3^0 variiert werden. Die Analyse der ON- Zellen erfolgte mit hellen Spalten auf dunklem Hintergrund, die Analyse der OFF- Zellen mit dunklen Spalten auf hellem Hintergrund. Das Lichtbündel zur Projektion der Spaltbilder wurde durch einen Spiegel mit magnetischem Drehsystem abgelenkt. Auf diese Weise konnten die Spaltbilder über den Schirm bewegt werden. Ein Funktionsgenerator steuerte den Drehspiegel an und ermöglichte verschiedene Bewegungsgeschwindigkeiten, identische Bewegungsabläufe und einen elektrisch auslösbaeren Bewegungsbeginn.

III.5.) Die Messung des Auflösungsvermögens:

Bei jeder Zellableitung wurde der RFZ- Durchmesser und das Empfindlichkeitsprofil gemessen. Dazu reizte man die Zelle mit dem Lichtpunkt in verschiedenen Positionen des RFZ jeweils zehnmal hintereinander mit dem gleichen Rhythmus (400 msek hell, 1000 msek dunkel).und mittelte die Reaktion über die zehn Reize. Aus den Histogrammen und den Reizorten ließen sich das Empfindlichkeitsprofil und der RFZ-Durchmesser bestimmen.

Das Auflösungsvermögen der Zellen wurde mit bewegten Doppelspalten gemessen. Ein elektrischer Impuls startete die Bewegung, die Zellreaktion wurde über 10 Bewegungsdurchgänge gemittelt. Zeigte sich im Histogramm beim Passieren jedes Einzelspaltes eine Zellreaktion, so wurde dies als Auflösung des Doppelspaltes durch die Zelle gedeutet. Es wurden dann die nächst kleineren Spaltabstände gewählt, bis die Auflösungsgrenze erreicht war, d.h. bis im Histogramm nicht mehr die Reaktion auf den Einzelspalt zu sehen war, sondern nur noch eine Reaktion für den Doppelspalt. Anschließend wurde die Bewegungsgeschwindigkeit verlangsamt und erneut die Auflösungsgrenze bestimmt. Da meistens schon mit kleiner Geschwindigkeit begonnen wurde, brachte die Geschwindigkeitserniedrigung keine entscheidende Verbesserung des Auflösungsvermögens. Das Auflösungsvermögen erwies sich eindeutig als Effekt der örtlichen Ausdehnung der Zellen, die zeitlichen Parameter spielten kaum eine Rolle. Neben den Doppelspalten wurde auch ein Satz von Rechteckgittern zur Messung des Auflösungsvermögens verwandt. Um eine Zelle vollständig zu analysieren, mußte sie über mehrere Stunden hinweg abgeleitet werden. Pro Zelle wurden auf der elektronischen Rechanlage ungefähr 35 Histogramme ausgewertet und gezeichnet.

ERGEBNISSE

III.6.) Das rezeptive Feld einer CGL Zelle:

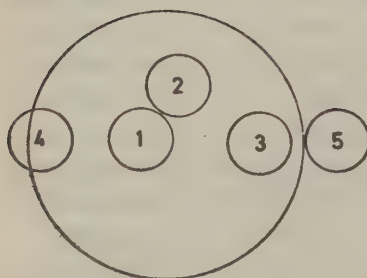
In Abb. 20 ist die Reaktion einer OFF- Zelle bei Reizung mit einem Lichtpunkt in verschiedenen Positionen ihres rezeptiven Feldes gezeichnet. Im linken Teil der Abbildung sind die Reizpositionen (1 - 5) in das RFZ eingezeichnet (RFZ- Durchmesser 60'), im rechten Teil sind die dazugehörigen Zellreaktionen zu sehen. In den fünf Histogrammen zeigt die Abszisse die Zeit nach dem Anschalten des Lichtpunktes, die Ordinate gibt die gemittelte Anzahl der Zellentladungen (Aktionspotentiale) pro Sekunde wieder. Man sieht gut, wie die OFF- Zelle durch das Anschalten des Lichtes in ihrem Zentrum vollständig gehemmt wird. Beim Ausschalten des Lichtes (= Anschalten eines Dunkelpunktes) zeigt sie jedoch eine ganz starke Aktivität mit bis zu 300 Entladungen pro Sekunde. Diese Aktivität ist stark vom Reizort abhängig. In der Mitte des RFZ bei Position 1 und 2 ist sie am größten und fällt gegen den Rand des RFZ hin ab. Bei Position 4 überwiegt bereits die Peripheriereaktion (Aktivität während das Licht an ist). Bei Position 5 reagiert die Zelle überhaupt nicht mehr auf den Lichtreiz, sie zeigt nur noch Spontanaktivität.

Durch Summation über die ersten 120 msec der OFF- Antwort kommt man zum links unten gezeichneten Empfindlichkeitsprofil im RFZ der Zelle. Die Abszisse zeigt den Reizort, die Ordinate die Zellreaktion bei Reizung mit einem Lichtpunkt konstanter Größe und Leuchtdichte. Die Meßergebnisse sind durch Kreise symbolisiert. Die durchgezogene Linie zeigt die Approximation der Meßpunkte durch: $K(r) = K_0 \cdot \exp(-(r^2/R_1^2))$ mit $R_1 = 30'$. Man sieht die relativ gute Übereinstimmung, das Empfindlichkeitsprofil einer CGL- Zelle läßt sich also ebenso wie das der Retinazellen durch eine Gauß- Funktion beschreiben.

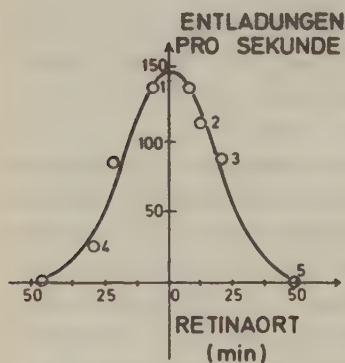
III.7.) Das Auflösungsvermögen einer CGL- Zelle:

In Abb. 21 ist die Reaktion einer CGL- Zelle bei Reizung mit bewegten Doppelspalten (Geschwindigkeit 7°/sek) dargestellt. Die vier einzelnen Histogramme zeigen die Reaktion bei vier verschiedenen Spaltabständen. Die Abszisse ist jeweils die Zeit nach dem Start der Bewegung, die Ordinate zeigt die gemittelten Aktionspotentiale pro Sekunde. Die Zelle hat einen

POSITION:



POSITIONEN DER REIZPUNKTE
IM R.F.Z.



EMPFINDLICHKEITSPROFIL
DES R.F.Z.

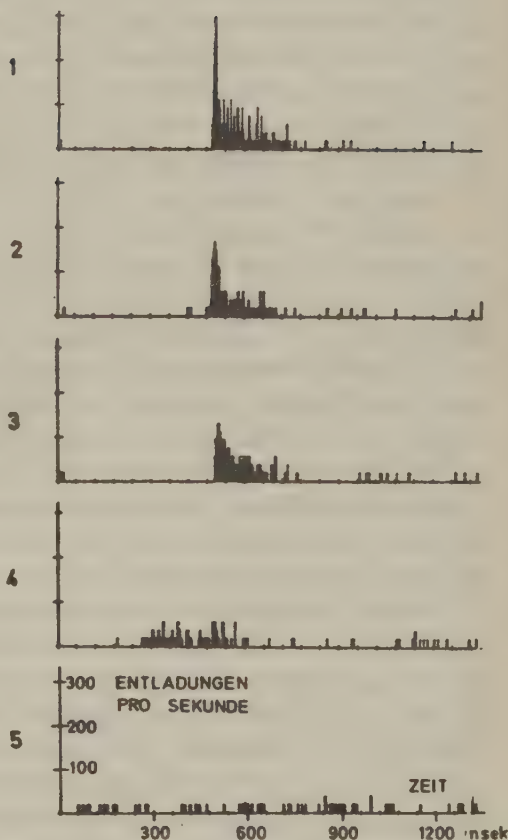


Abb. 20. Die Reaktion einer CGL-Zelle bei Lichtreizung in verschiedenen Positionen ihres rezeptiven Feldes.

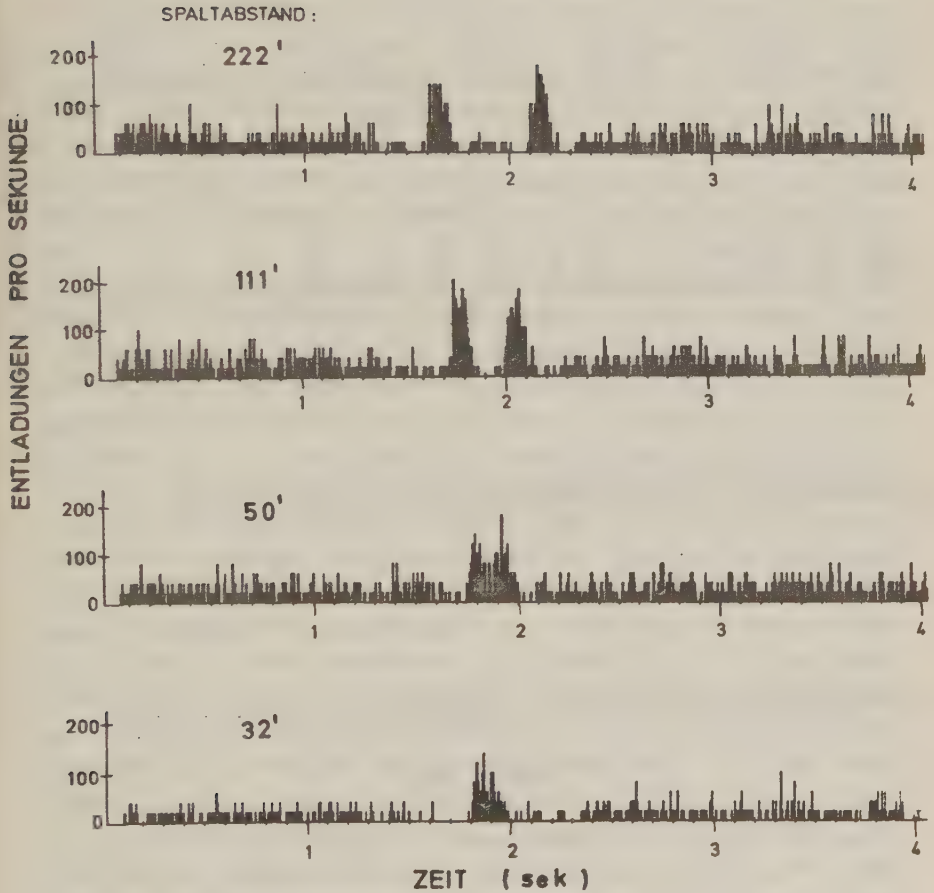


Abb. 21. Die Reaktion einer CGL-Zelle auf bewegte Doppelspalte
verschiedenen Abstands.

RFZ- Durchmesser von einem Grad. Der Spaltabstand 222' wird noch gut aufgelöst, man kann deutlich die beiden Einzelreaktionen erkennen. Es ist ferner gut zu sehen, wie die Zelle beim Durchgang eines Spaltes durch die rezeptive Feldperipherie gehemmt ist, dann beim Passieren des Zentrums erregt wird, und beim Durchgang des Spaltes durch die Peripherie erneut gehemmt wird. Man kann in diesem Reaktionsverhalten eine Bestätigung der rezeptiven Feldstruktur sehen. Beim Spaltabstand 111' sind die beiden Einzelreaktionen näher zusammengerückt. Hier ist die Hemmung in der Mitte zwischen den Reaktionen auf die Einzelspalte am größten, weil sich beide Spalte gleichzeitig in der hemmenden Peripherie beidseitig des RFZ befinden.

Beim Spaltabstand 50' ist die Grenze der Auflösung erreicht, hier lassen sich gerade noch zwei Einzelreaktionen unterscheiden. Das Auflösungskriterium des 90 % Sattels ist allerdings noch gut erfüllt. Dies läßt sich überprüfen durch Integration über drei verschiedene Abschnitte der Reaktion: 1.) Integration über die ersten 150 msek der Reaktion: I_1 . 2.) Integration über die letzten 150 msek der Reaktion: I_2 . 3.) Integration über 150 msek symmetrisch zur Mitte gelegen: I_3 . Das Integrationsintervall 150 msek entspricht der Dauer der Reaktion auf den Einzelspalt und ist bei jeder Zelle verschieden. Ist nun das Integral über die Reaktionsmitte I_3 größer als 90 % von $(I_1 + I_2)/2$ dann wird angenommen, daß die Zelle den Doppelspalt nicht mehr auflösen kann. Dies ist bei dem untersten Histogramm in Abb.21 der Fall. Den Spaltabstand 32' kann eine Zelle mit einem RFZ- Durchmesser von 60' nicht mehr auflösen. In Abb.22 ist die Reaktion der gleichen Zelle bei Reizung mit bewegten Rechteckgittern dargestellt. Der Kurvenparameter ist die Periodenlänge der vier Gitter. Die Gitter mit 7 Grad, 2.4 Grad, 1.2 Grad Periodenlänge werden noch gut aufgelöst. Das Gitter mit 0.8 Grad Periodenlänge kann nicht mehr aufgelöst werden.

III.8.) Die Abhängigkeit des Auflösungsvermögens der CGL- Zellen vom Durchmesser ihres RFZ:

In Abb.23 ist das Auflösungsvermögen sämtlicher CGL-Zellen, die vollständig analysiert werden konnten, eingetragen.

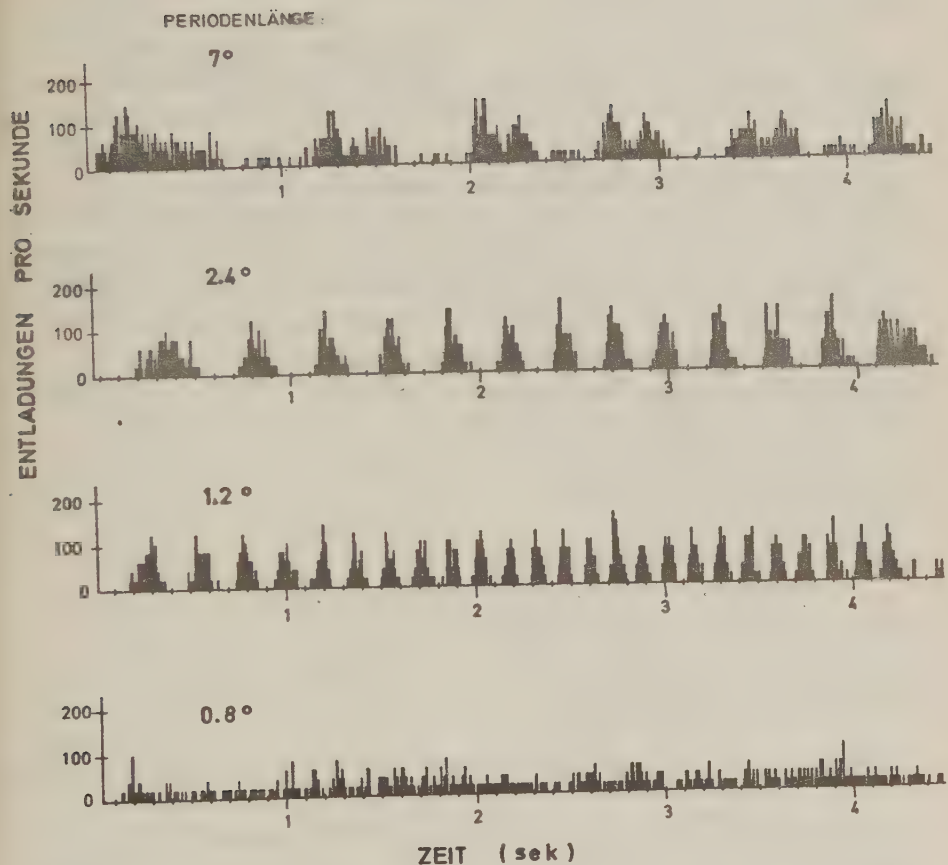


Abb. 22. Die Reaktion einer CGL-Zelle auf bewegte Rechteckgitter verschiedener Periodenlänge.

Die Abszisse zeigt den RFZ- Durchmesser, auf der Ordinate ist der gerade noch aufgelöste Spaltabstand eingezeichnet. Jeder Kreis bedeutet eine Zelle.

Die durchgezogene Linie wurde nach der Theorie analog Teil II dieser Arbeit berechnet. Da diese Berechnungen für retinale Ganglienzellen durchgeführt wurden, die Messungen aber an Zellen des CGL, scheint hier ein Widerspruch zu liegen. Er kann durch folgende Überlegungen ausgeräumt werden: Jede Zelle des CGL wird aus einem gewissen Gebiet der Ganglienzellschicht der Retina erregt und gehemmt. Sie hat also primär ein rezeptives Feld in der Ganglienzellschicht, mit örtlicher Wichtung von Erregung und Hemmung. Damit kann man analog Teil II folgende Faltungsintegrale ableiten:

- 1.) Lichtverteilung auf der Retina: $b(x,y)$
- 2.) Rezeptives Feld der Ganglienzellen in der Rezeptorschicht: $H(x,y)$
- 3.) Erregungsverteilung in der Ganglienzellschicht: $G(x',y')$

$$G(x',y') = \iint_{-\infty}^{+\infty} H(x'-x, y'-y) b(x,y) dx dy ;$$

- 4.) Rezeptives Feld der CGL- Zellen in der Ganglienzellschicht: $K(x',y')$
- 5.) Erregung einer CGL-Zelle: $C(x'',y'')$

$$C(x'',y'') = \iiint_{-\infty}^{+\infty} \underbrace{\left(\iiint_{-\infty}^{+\infty} H(x'-x, y'-y) \cdot K(x''-x', y''-y') dx' dy' \right)}_{H^*(x,y)} b(x,y) \cdot dx dy$$

Führt man in der eckigen Klammer die Integration nach x' und y' aus, so erhält man eine Funktion $H^*(x,y)$. Diese Funktion stellt das Empfindlichkeitsprofil im rezeptiven Feld der CGL-Zelle in der Rezeptorschicht dar. Von diesem Empfindlichkeitsprofil weiß man aus den Experimenten (siehe Abb.20), daß es die Form einer Gaußfunktion hat. Man kann also die Erregung einer CGL- Zelle direkt gewinnen durch ein Faltungsintegral ihres rezeptiven Feldes in der Rezeptorschicht, $H^*(x,y)$, mit der Lichtverteilung auf der Retina. Das primäre rezeptive Feld der CGL-Zelle in der Ganglienzellschicht braucht man dabei garnicht zu kennen. Damit gilt also der gesamte Theore-

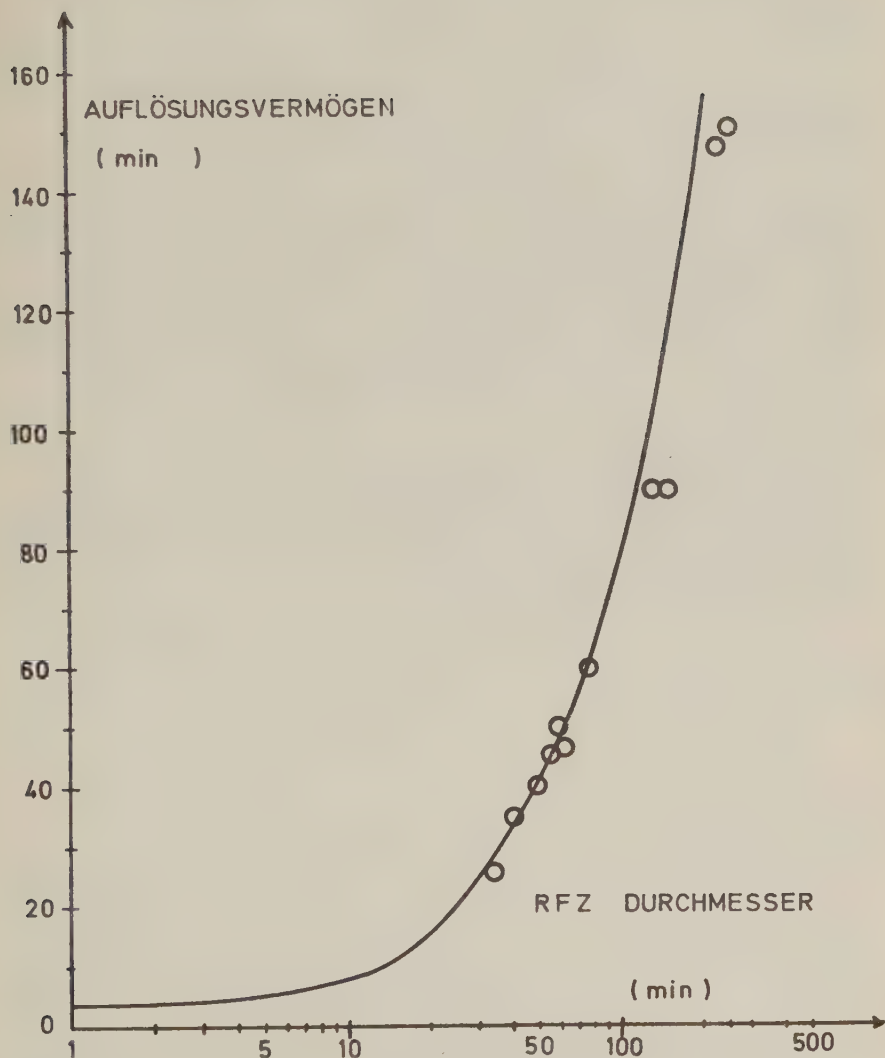


Abb. 23. Die Abhängigkeit des Auflösungsvermögens vom Durchmesser des rezeptiven Feldzentrums.

tische Teil II dieser Arbeit nicht nur für die Erregungsverteilung in der Ganglienzellschicht der Retina, sondern auch für die Erregung der CGL-Zellen.

Bei der Berechnung des Auflösungsvermögens der Zellen wurden folgende RFZ- Parameter gewählt: Empfindlichkeitsverteilung in Form einer Gauß- Funktion, mit $R_2 = 2R_1$, $I_0 = 0,215 \cdot E_0$. Die Auflösungsgrenze legte wiederum ein 90 % Sattel zwischen den Spalten fest. Die durchgezogene Linie in Abb.23. zeigt das Ergebnis der Berechnungen, sie stimmen gut mit den Meßergebnissen überein. Leider konnten keine Zellen mit einem Auflösungsvermögen $< 25'$ abgeleitet werden. Da diese Zellen sehr klein sind, (c.a. $5 \mu m$), sind sie nur sehr schwer mit der Mikroelektrode abzuleiten und können praktisch nicht über die notwendige Analysezeit von mehreren Stunden registriert werden!

Sowohl die theoretischen Berechnungen, als auch die Zellableitungen zeigen, daß die rezeptiven Felder in der Netzhaut neben der Optik des Auges die Grenzen für das Auflösungsvermögen des visuellen Systems setzen.

ZUSAMMENFASSUNG

Am Beispiel des visuellen Systems der Katze wurde untersucht, welchen Einfluß die Übertragungseigenschaften der Optik des Auges, der Netzhaut und des Corpus Geniculatum Laterale auf das Auflösungsvermögen von Doppelspalten haben.

Zur Bestimmung des Auflösungsvermögens der Optik des Auges wurde die Modulationsübertragungsfunktion (MTF) gemessen. Dazu wurden Rechteckgitter verschiedener Strichbreite auf die Netzhaut abgebildet. Diese Gitterbilder wurden mit einer speziellen Funduskamera photographiert, und durch das Ausphotometrieren des Films konnte man die MTF des Katzenauges bestimmen. Mit Hilfe der MTF wurden die Netzhautbilder für verschiedene optische Reizmuster berechnet. Dabei ergab sich als optisches Auflösungsvermögen im Netzhautbild zweier paralleler Spalte der Wert 4 - 5 Bogenminuten.

Die Übertragungseigenschaften des retinalen Netzwerkes wurden auf einer elektronischen Rechenanlage simuliert. Die Berechnungen stützten sich auf die durch anatomische und neurophysiologische Untersuchungen aufgezeigte rezeptive Feldstruktur der retinalen Ganglienzellen. Es stellte sich heraus, daß das Auflösungsvermögen ganz entscheidend vom Durchmesser der rezeptiven Felder abhängt. Es konnte ferner gezeigt werden, daß die laterale Hemmung die Auflösungsgrenze nicht entscheidend verbessert, sie kann jedoch lokale Lichtunterschiede auf der Netzhaut hervorheben.

Im dritten Teil der Arbeit wurde die elektrische Aktivität einzelner Ganglienzellen des Corpus Geniculatum Laterale durch Mikroelektrodenableitungen gemessen. Als optische Reizmuster dienten dabei bewegte Doppelspalte variablen Abstandes. Es stellte sich auch hier heraus, daß die Größe des rezeptiven Feldes das Auflösungsvermögen begrenzt.

Sowohl die Simulation als auch die Messungen zeigten, daß bei rezeptiven Feldern $> 15'$ gilt: Eine Ganglienzelle mit einem rezeptiven Feld-Zentrumsdurchmesser D kann gerade noch einen Doppelspaltabstand $D/2$ auflösen. Bei rezeptiven Feldern $< 15'$ also beim zentralen Sehen, spielt die Übertragung durch die Optik des Auges eine entscheidende Rolle. Dabei sind optisches und neuronales Auflösungsvermögen in der Area Centralis gut aufeinander abgestimmt.

L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S

- ARNULF, A. und DUPUY, O. (1960). La transmission des contrastes par le système optique de l'œil et les seuils de contrast rétinien. C.r.hebd.séanc.Acad.Sci.Paris, 250, 2757
- BISHOP, P.O. (1967). Vision (Ausschnitt). Ann. Rev. Physiol. 29, 450-485.
- BOYCOTT, B.B. und DOWLING, J.E. (1969). Organization of the primate retina: Light microscopy. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B 255, 109-176.
- BROWN, J.E. und MAJOR, D. (1966). Cat retinal ganglion cell dendritic fields. Exptl. Neurol. 15, 70-78.
- CAMPBELL, F.W. und GREEN, D.G. (1965). Optical and retinal factors affecting visual resolution. J. Physiol. 181, 576
- CAMPBELL, F.W. und GUBISCH, R.W. (1966). Optical quality of the human eye. J. Physiol. 186, 558
- COLTMAN, J.W. (1954). The specification of imaging properties by response to sine wave inputs. J. opt. Soc. Amer. 44, 468
- CREUTZFELDT, O.D. und SAKMANN, B. (1969). Neurophysiology of Vision, Ann. Rev. Physiol. 31, 499-544.
- CREUTZFELDT, O.D., SAKMANN, B., SCHEICH, H. und KORN, A. (1970). Sensitivity distribution and spatial summation within receptive field center of retinal on-center ganglion cells and transfer function of the retina. J. Neurophysiol. 33, 654-671.
- DE MOTT, D.W. (1959). Direct measures of the retinal image. J. opt. Soc. Amer., 49, 571.
- DOWLING, J.E. und BOYCOTT, B.B. (1966). Organization of the primate retina: Electron microscopy. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B 160, 80-111.
- DOWLING, J.E. und WERBLIN, F.S. (1969). Organization of the retina of the Mudpuppy (Necturus maculosus): I.) Synaptic structure. J. Neurophysiol. 23, 315-338.
- DUFFIEUX, P.M. (1946). L'intégral de Fourier et ses applications à l'optique. Chez l'auteur, Faculté des Sciences, Besançon.
- DUPUY, O. (1968). La perception visuelle. Vision Res. 8, 1507.
- ENROTH-CUGELL, C. und ROBSON, J.G. (1966). The contrast sensitivity of retinal ganglion cells of the cat. J. Physiol. 187, 517-552.

- FLAMANT, F. (1955). Etude de la répartition de lumière dans l'image rétinienne d'une fente. *Rev. opt. theor. instrum.* 34, 433.
- GRÜSSER, O. J., LUNKENHEIMER, H. U., LÜTTGERT, M., RACKENBERGER, W. und WUTTKE, W. (1971). Spatial summation in the receptive fields of cat's retinal ganglion cells. First European Biophysics Congress, Baden bei Wien.
- GUILLERY, R. W. (1966). A study of Golgi preparations from the dorsal lateral geniculate nucleus of the adult cat. *J. comp. Neurol.* 128, 21-50.
- HAAS, J. (1962). Die Physiologie der Nervenzelle. Berlin, Borntraeger Verlag.
- HUBEL, D. H. (1957). Tungsten microelectrode for recording from single units. *Science*, 125, 549-550.
- HUBEL, D. H. und WIESEL, T. N. (1960). Receptive fields of optic nerve fibers in the spider monkey. *J. Physiol.* 154, 572-580.
- HUBEL, D. H. (1960). Single unit activity in the lateral geniculate body and optic tract of unrestrained cats. *J. Physiol.* 150, 91-104.
- JUNG, R. und KORNHUBER, H. (1960), (Herausgeber). Neurophysiologie und Psychophysik des visuellen Systems. Springer Verlag Berlin.
- KALIL, R. E. und CHASE, R. (1970). Corticofugal influence on activity of lateral geniculate neurons in the cat. *J. Neurophysiol.* 23, 459-474.
- KATZ, B. (1966). Nerve, Muscle and Synapse. New York, Mc Graw Hill.
- KUFFLER, S. W. (1953). Discharge patterns and functional organization of Mammalian retina. *J. Neurophysiol.* 16, 37-68.
- KRAUSKOPF, J. (1962). Light distribution in the human retinal image. *J. opt. Soc. Amer.* 52, 1046.
- KRAUSKOPF, J. (1964). Further measurements of human retinal image. *J. opt. Soc. Amer.* 54, 715.
- LEICESTER, J. und STONE, J. (1967). Ganglion, amacrine and horizontal cells of the cat's retina. *Vision Res.* 7, 695-705.
- MACH, E. (1886). Beiträge zur Analyse der Empfindungen. Jena, Verlag Gustav Fischer.
- MARKO, H. (1969). Die Systemtheorie homogener Schichten. I.) Mathematische Grundlagen. *Kybernetik*, 5, 221-240.
- RAHMANN, H. (1967). Die Sehschärfe bei Wirbeltieren. *Naturw. Rdsch.* 20, 8.

- RATLIFF, F. (1965). Mach bands: Quantitative studies on neural network in the Retina. San Francisco, Holden Day.
- REICHARDT, W. (1962). Zur Theorie der lateralen Inhibition. Kybernetik, 1, 155-163.
- RODIECK, R.W. (1965). Quantitative analysis of cat retinal ganglion cell response to visual stimuli. Vision Res. 5, 583-601.
- RODIECK, R.W., PETTIGREW, J.D., BISHOP, P.O. und NIKARA, T. (1967). Residual eye movements in receptive-field studies of paralyzed cats. Vision Res. 7, 107-110.
- RIGGS, A.L. (1965). Visual acuity. In Vision and Visual Perception. Herausgeber: GRAHAM. Wiley, New York, 321-349.
- RÖHLER, R. (1959). Untersuchung der Übertragungseigenschaften des Auges mit Strichgittern. Phys. Verh. Mosbach. 10, 89.
- RÖHLER, R. (1962). Die Abbildungseigenschaften der Augenmedien. Vision Res. 2, 391.
- RÖHLER, R. (1965). Informationstheorie in der Optik. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart.
- RÖHLER, R., MILLER, U., und ABERL, M. (1969). Zur Messung der Modulationsübertragungsfunktion des lebenden menschlichen Auges im reflektierten Licht. Vision Res. 9, 407.
- SCHOBER, H. (1958). Das Sehen, Bd. II, Leipzig.
- VON SEELEN, W. (1967). Informationsverarbeitung in homogenen Netzen von Neuronenmodellen. Dissertation, TH Hannover.
- VON SEELEN, W. (1969). Zur Informationsverarbeitung im visuellen System der Wirbeltiere. Kybernetik, 7, 43-60.
- SINGER, W. und CREUTZFELDT, O.D. (1970). Reciprocal Lateral Inhibition of ON- and OFF Center Neurones in the Lateral Geniculate Body of the Cat. Exp. Brain Res. 10. 311-330.
- SINGER, W. (1971). Synergistic and antagonistic postsynaptic inhibition in the lateral geniculate body of the cat and its modulation by centrifugal activity. XXV. International Congress of Physiological Sciences, München.
- SINGER, W. und WÄSSLE, H. (1971). The lateral geniculate body, a multichannel filter of spatial and temporal stimulus parameters. First European Biophysics Congress, Baden bei Wien.
- SMITH, K.U. (1936). Visual Discrimination in the Cat: IV Visual Acuity of the Cat in Relation to Stimulus Distance. J. Genet. Psychol. 49, 297-313.

- SNIGULA, F. und GRÜSSER, O.J. (1968). Vergleichende Verhaltens-
physiologische und neurophysiologische Untersuchungen
am visuellen System von Katzen. Psychol.Forschung, 32, 14.
- VAKKUR, G.J., BISHOP, P.O., und KOZAK, W. (1963). Visual optics in
the cat, including posterior nodal distance and retinal
landmarks. Vision Res. 3, 289.
- WEALE, R.A. (1966). Polarized light and the human Fundus Oculi.
J.Physiol. 186, 175.
- WERBLIN, S.E. und DOWLING, J.E. (1969). Organization of the Reti-
na of the Mudpuppy (Necturus maculosus): II. Intracellu-
lar Recording. J.Neurophysiol. 23, 339-355.
- WERTHEIM, T. (1894). Über die indirekte Sehschärfe. Z.Psych.
Physiol.Sinnesorg. 7, 172-187.
- WESTHEIMER, G. und CAMPBELL, F.W. (1962). Light distribution in
the image formed by the living human eye. J.opt.Soc.Amer.
52, 1040.
- WESTHEIMER, G. (1965). Visual acuity. Ann.Rev.Psychol. 16, 359-380.



L E B E N S L A U F

Am 11. Oktober 1943 wurde ich, Heinz W ä ß l e , als Sohn des Kaufmannes Xaver Wäble und seiner Ehefrau Rosa, geb. Brandstätter, in Salzburg / Österreich geboren. Vom September 1948 bis zum Juli 1952 besuchte ich die Volksschule in Pürgen bei Landsberg / Lech. Im September 1952 trat ich in das Humanistische Gymnasium bei St. Stephan in Augsburg ein, wo ich im Juli 1962 mein Abitur ablegte.

Im Wintersemester 1962 immatrikulierte ich für das Studium der Physik an der Universität München. Im Juli 1965 legte ich die Vordiplomprüfung und im Dezember 1968 die Hauptdiplomprüfung ab. Das Thema meiner Diplomarbeit lautete: Experimentelle und theoretische Untersuchungen zum Helligkeitskontrast. Ich fertigte sie im Institut für medizinische Optik unter Leitung von Prof. Dr. Dr. Schober an. Seit Mai 1969 bin ich in der Abteilung für Experimentelle Neurophysiologie am Max-Planck-Institut für Psychiatrie tätig.

1234567890

The Commission on the Status of Women, established in 1946, was the first of its kind. It was created by the Economic and Social Council of the United Nations to study, examine and make recommendations on the status of women in all spheres of life. The Commission has since held numerous sessions, with the most recent one taking place in 1995. It has been instrumental in the development of international conventions and resolutions related to women's rights, including the Convention on the Elimination of All Forms of Discrimination Against Women (CEDAW) in 1979. The Commission also plays a key role in monitoring the implementation of these instruments and in providing technical assistance to member states. Its work is essential for promoting gender equality and the empowerment of women worldwide.

